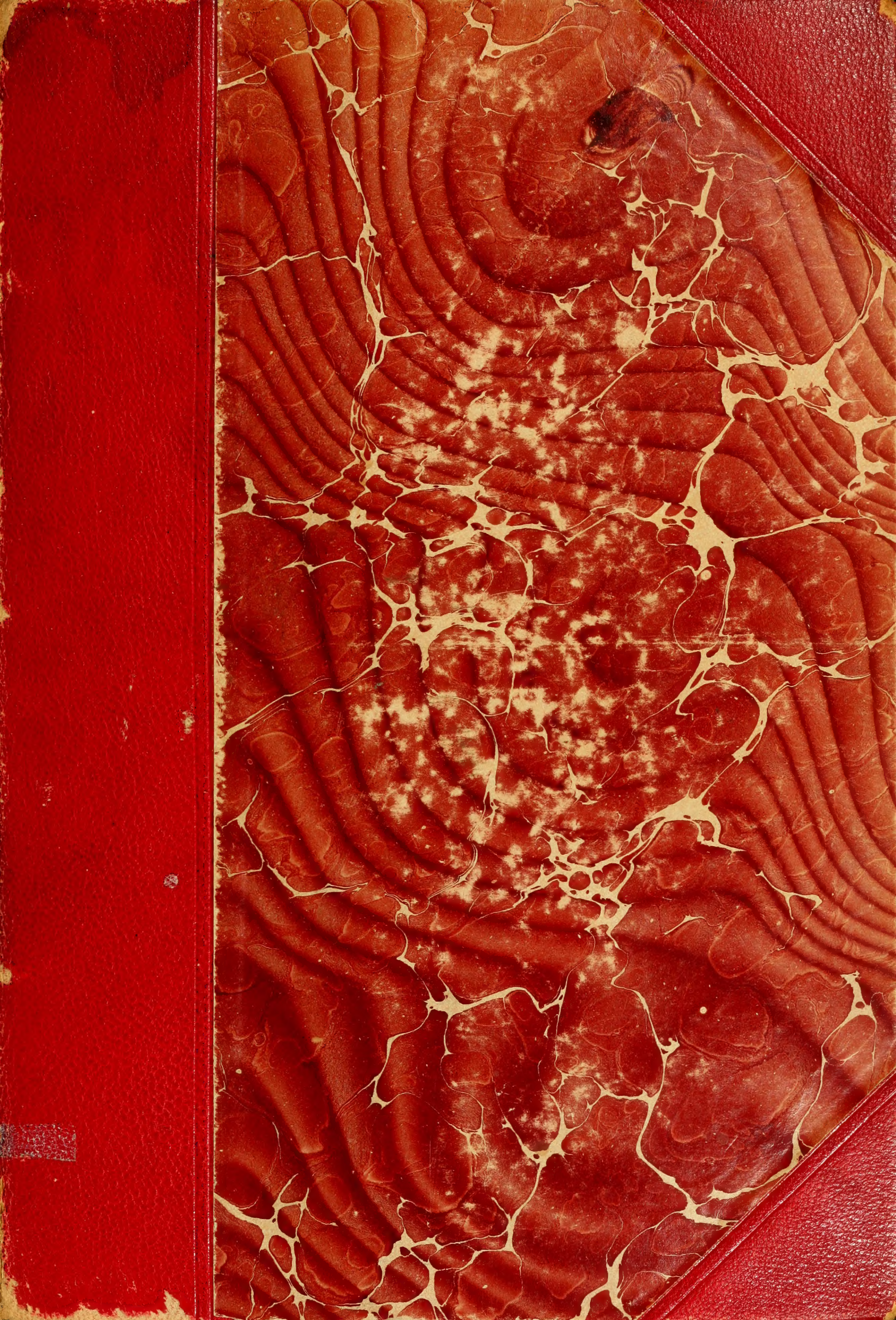


QL
668
.E2
G63
1975

HARVARD UNIVERSITY.



LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.

28,678.

GIFT OF

ALEXANDER AGASSIZ.

January 29, 1907.

M. C. Z. - Herpetology







Alex Agassiz

A. A.
28,678
Jan. 29, 1907.

DIE

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

DER UNKE

(BOMBINATOR IGNEUS).

DIE ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DER UNKE

(BOMBINATOR IGNEUS)

ALS GRUNDLAGE EINER VERGLEICHENDEN MORPHOLOGIE DER WIRBELTHIERE

VON

D[r.] ALEXANDER GOETTE

PRIVATDOCENT AN DER UNIVERSITÄT STRASSBURG.

MIT EINEM ATLAS

VON ZWEIUNDZWANZIG TAFELN.

LEIPZIG,

VERLAG VON LEOPOLD VOSS.

1875.



Vorwort.

Dieses Buch wird den Ansprüchen, welche man mit Rücksicht auf den angezeigten Gegenstand und den äusseren Umfang an dasselbe stellen wird, nicht genügen. Es entstand nicht nach dem Abschlusse der ganzen zu Grunde liegenden Arbeit, sondern allmählich im Verlaufe derselben, wobei eine nachträgliche Umarbeitung der ersten Abschnitte durch äussere Umstände verhindert wurde. Daher beginnt es nicht mit der Sicherheit einer umfassenden Uebersicht, sondern in enggezogenen Grenzen, welche den Vorwurf einseitiger Auffassung hervorrufen könnten. Von diesem beschränkten Anfange breitete sich aber die Arbeit nach so vielen Richtungen aus, dass eine umfassende Darstellung aller bereits vollendeten Untersuchungen in einem Buche sich sehr bald als unmöglich herausstellte. In vielen Fragen habe ich mich daher auf kurze Referate, bisweilen nur auf flüchtige Bemerkungen beschränken müssen, welche eben nur die Kenntniss des Gegenstandes andeuten sollten, während die Ausführung in eine Fortsetzung meiner „Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere" verwiesen werden musste. War diese Einschränkung schon für den Haupttheil dieses Buches nöthig, so wird die Darstellung der allgemeinen Ergebnisse im Schlusskapitel nach vielen Seiten noch unvollständiger erscheinen; denn nach jahrelanger Arbeit lockte mich ein schneller äusserer Abschluss mehr als die Aussicht, die Betrachtung noch über das Mass des Nothwendigen hinausführen zu können. Auf diese Weise ergab sich eine gewisse Ungleichmässigkeit in der Behandlung des Stoffes und entstanden manche Unzuträglichkeiten in der Anordnung desselben, sodass das Sachregister nothwendiger als sonst erscheinen dürfte. Aus dem Gesagten erklärt sich auch,

warum die entwickelungsgeschichtlichen Arbeiten der letzten Zeit von mir gar nicht mehr oder nur theilweise berücksichtigt werden konnten.

So klar mir die genannten Mängel dieses Buches, um von anderen zu schweigen, vorliegen, so mögen ihre Ursachen doch einen Vortheil bieten. Indem ich die ersten Abschnitte so wiedergebe, wie sie vor Jahren entstanden, lange bevor die gegenwärtige Ausdehnung der ganzen Arbeit sich voraussehen liess, wünsche ich meine Leser davon zu überzeugen, dass die dort niedergelegte Auffassung von der Bedeutung des Eies und dem Wesen seiner Entwickelung ohne vorgefasste Ansichten unmittelbar aus der Untersuchung eines beschränkten aber ganz besonders günstigen Gegenstandes sich ergab. Dann gewinnt aber auch die Thatsache an Bedeutung, dass es mir nur von diesem Ausgangspunkte möglich war, alle Einzeltheile der thierischen Morphologie in einen einheitlichen und natürlichen Kausalzusammenhang zu bringen, dadurch aber auch den neuerdings häufig verkannten Werth der individuellen Entwickelungsgeschichte der Thiere für ihre gesammte Morphologie von neuem zu erhärten.

A. Goette.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Die Entwickelung des Eierstockseies	1—37.
Historische Uebersicht	1—9.
Beschreibender Theil	10—26.
Vergleichender Theil	26—37.
II. Die Dottertheilung	38—110.
Historische Uebersicht	38—49.
Beschreibender Theil	49—65.
Vergleichender Theil	65—110.
III. Die Bildung der Keimblätter	111—145.
Historische Uebersicht	111—122.
Beschreibender Theil	122—133.
Vergleichender Theil	133—145.
IV. Die Sonderung der einzelnen Organanlagen	146—270.
1) Die Leistungen des oberen Keimblattes. Historische Uebersicht	146—154.
Beschreibender Theil	154—176.
Vergleichender Theil	176—188.
2) Die Leistungen des mittleren Keimblattes. Historische Uebersicht	188—197.
Beschreibender Theil	198—229.
Vergleichender Theil	229—257.
3) Die Leistungen des Darmblattes. Historische Uebersicht	258—260.
Beschreibender und vergleichender Theil	260—270.
V. Das Centralnervensystem	271—319.
Historische Uebersicht	271—274.
Beschreibender Theil: 1. Das Rückenmark	275—280.
2. Das Hirn	280—297.
Vergleichender Theil	297—319.

Seite
VI. Die drei höheren Sinnesorgane . . . . 320—335.
Historische Uebersicht . . . . 320—322.
Beschreibender Theil . . . . 323—332.
Vergleichender Theil . . . . 332—335.
VII. Die Wirbelsaite und die Wirbelsäule . . . . . . 336—437.
Historische Uebersicht . . . . 336—349.
Beschreibender Theil . . . . 349—399.
Vergleichender Theil . . . . 399—437.
VIII. Die Segmente des Rumpfes . . . . 438—619.
Historische Uebersicht . . . . 438—449.
Beschreibender Theil: 1. Die Muskeln . . . . 449—478.
2. Die Nerven . . . . 478—490.
3. Das interstitielle Bildungsgewebe . . . . 490—528.
Vergleichender Theil . . . . 528—619.
IX. Der Kopf . . . . 620—744.
Beschreibender Theil: 1. Der Vorderkopf . . . . 620—662.
2. Der Hinterkopf . . . . 662—683.
Vergleichender Theil . . . . 683—744.
X. Das Herz und das Gefässsystem . . . . 745—788.
Beschreibender Theil: 1. Das Herz . . . . 745—752.
2. Die Arterien . . . . 752—759.
3. Die Venen . . . . 759—774.
4. Die Lymphgefässstämme . . . . 774—775.
Vergleichender Theil . . . . 776—788.
XI. Der Darmkanal und seine Anhangsorgane . . . . 789—818.
Beschreibender Theil . . . . 789—813.
Vergleichender Theil . . . . 813—818.
XII. Die Harn- und die Geschlechtsorgane . . . . . . 819—840.
Beschreibender Theil: 1. Die Urnieren . . . . 819—828.
2. Die bleibenden Nieren . . . . 828—831.
3. Die Geschlechtsorgane . . . . 831—834.
Vergleichender Theil . . . . 834—840.
XIII. Schlussbetrachtungen . . . . 841—904.
Verzeichniss der benutzten Litteratur . . . . 905—916.
Alphabetisches Autoren-Verzeichniss . . . . 917—918.
Erklärung der Abbildungen . . . . 919—956.

I. Die Entwickelung des Eierstockseies.

Der natürliche Ausgangspunkt für die Entwickelungsgeschichte unseres Thieres ist derjenige Zustand des Keims, des Bildungsstoffes für den künftigen Organismus, wo derselbe für die Embryonalentwickelung vollkommen reif ist, die letztere aber noch nicht begonnen hat. Dieser Zustand offenbart sich zugleich als derjenige der grössten Einfachheit: der Keim besteht alsdann, wie ich zeigen werde, aus einer durchaus gleichartigen, in ein zartes Bläschen eingeschlossenen Masse. — Die unvollständige Kenntniss von der Entstehung dieses Keims hat aber bisher die Auffassung hervorgerufen und aufrecht erhalten, als sei derselbe eine mehr oder weniger modificirte Zelle (Eizelle); wollte ich also meine Mittheilungen mit dem reifen Keime eröffnen, so würde ich jene Auffassung, welcher ich bei einer geschlossenen Untersuchungsreihe vom Eie bis wieder zum Eie nicht beitreten kann, zunächst bestehen lassen müssen. Meiner Darstellung des Zellenlebens und der Entstehung des organischen Lebens überhaupt fehlte alsdann der meiner Ansicht nach einzig richtige Gesichtspunkt, von dem aus sich dem Leser der Zusammenhang aller übrigen Thatsachen offenbarte. — Um also aus der Bildungsgeschichte des Keims seine Bedeutung zu erläutern, und um an einen bestimmten, Allen geläufigen Begriff, nämlich den einer ausgebildeten Zelle mit indifferentem Charakter anzuknüpfen, beginne ich mit der Entwickelung des Eierstocks zu der Zeit, wo derselbe nur aus solchen noch indifferenten Elementen zusammengesetzt ist.

Historische Uebersicht der bisherigen Untersuchungen.

Die ganze Entwickelungsgeschichte der Geschlechtsdrüsen gehört in ein späteres Kapitel und soll hier nur dasjenige angeführt werden, was sich besonders auf die Entstehung und Ausbildung der Eierstockseier bezieht.

RATHKE verdanken wir die ersten bemerkenswerthen Angaben über die Bildungsweise der Geschlechtstheile überhaupt; über die Eier bemerkt er aber bloss, dass sie sich erst im zweiten Winter nach der Larvenmetamorphose zeigen (No. 3 S. 25. 26).

Nach PRÉVOST und DUMAS sind die reifen Eierstockseier des gemeinen Frosches aus zwei koncentrischen Bläschen gebildet, das innere mit dem undurchsichtigen Dotter gefüllt, das äussere dem ersteren innigst verbunden. Eine Hälfte des Dotters ist braun, die andere gelb gefärbt. Mitten im braunen Felde befindet sich ein runder heller Fleck und in dessen Centrum ein trüber Punkt, welcher von einem beide Hüllen durchbohrenden Loche herrührt (No. 2 S. 104). Im Eileiter und gleich nachdem die Eier ins Wasser gelangt sind, werden die Grenzen des Flecks zackig und verwaschen, in einem innern koncentrischen Kreise liegt der bezeichnete Punkt. Diese ganze Stelle sei die Narbe (cicatricula), von welcher die Embryonalentwickelung ausgehe und die im Wasser stets nach oben gekehrt bleibe (S. 109).

v. BAER gibt in seiner Abhandlung: De ovi mammalium et hominis genesi Seite 27—31 einen ausführlichen durch Abbildungen erläuterten Bericht über die Entwickelung des Batrachiereies bis zur Befruchtung und wiederholt ihn im Wesentlichen in seiner Entwickelungsgeschichte, II. Band, Seite 281 und folgende. Der im Eierstocke zuerst erscheinende Theil des Eies sei das (bei den Batrachiereiern von v. BAER zuerst gesehene) PURKINJE'sche Bläschen (Keimbläschen), an welches darauf die Dotterkörnchen, von einer Seite beginnend, sich lagern (Nr. 8 S. 281, Nr. 7. S. 27). Diese das Keimbläschen zunächst umgebende körnige Masse vergleicht v. BAER dem Keimhügel des Vogeleies. In den jüngeren Eiern sei das Keimbläschen durchsichtig und enthalte mehr oder weniger Körner (Nr. 7 S. 27); wenn das Ei, reifer werdend, an einem Theile der Peripherie eine dunklere Dotterschicht erhalten, rücke das Bläschen aus dem Centrum der Dotterkugel fort bis unter die Oberfläche, durchbreche diese endlich und wölbe die Dotterhaut vor (Nr. 7 S. 28 und Nr. 8. S. 281). Sobald das reife Ei den Eierstock verlassen und sich in dem Eileiter oder auch nur auf dem Wege dahin befindet, ist das Keimbläschen verschwunden; an seiner Stelle zeigt sich eine Lücke in der schwarzen Dotteroberfläche (Keimschicht — v. BAER), durch welche die innere helle Dottermasse zu Tage tritt, und innerhalb derselben eine enge Vertiefung mit einem dunklen Punkte an ihrem Grunde (Nr. 7 S. 28. 29 und Nr. 8 S. 282. 283). „So lange die Eier

im Eileiter sind, ist diese Lücke stets da, nach dem Austreten konnte ich sie nicht immer erkennen, und auf jeden Fall schwindet sie sehr bald. Ich zweifle daher nicht, dass sie eine Spur von dem Hervordrängen und Schwinden des Keimbläschens ist. Im Innern der Dotterkugel, doch nicht in der Mitte, sondern unter der Keimschicht ist eine Höhle"; diese, „welche man wohl für den früheren Aufenthaltsort des Keimbläschens ansehen darf, bewirkt, dass immer die Keimschicht nach oben liegt, sobald so viel Wasser eingesogen ist, dass die Dotterkugel sich in der Dotterhaut drehen kann" (Nr. 8. S. 283). — An einer andern Stelle (Nr. 14 S. 485) fügt v. Baer noch hinzu, dass jene Höhle durch einen Kanal mitten im dunklen Felde ausmünde, und dass die Flüssigkeit zwischen Dotter und Dotterhaut theils von der Wasseraufsaugung und theils aus dem Keimbläschen herrühren mag.

Rusconi's ausführlichere Mittheilungen über das Verhalten der reifen Batrachiereier im Eierstocke und Eileiter finden sich in seiner Histoire naturelle, développement et métamorphose de la salamandre terrestre, Seite 26—30. Im reifen Eierstocksei des Frosches liege das Keimbläschen, welches früher das Centrum einnahm, dicht unter der Oberfläche. Sobald das vom Eierstocke abgelöste Ei in den Eileiter aufgenommen ist, findet man vom Keimbläschen keine Spur mehr, wohl aber mitten im dunklen Felde einen hellen runden Fleck, welcher in den Eierstockseiern nie zu bemerken gewesen sei. Rusconi glaubt daher, dass, während das Ei sich vom Eierstocke ablöse und in den Eileiter eintrete, das Keimbläschen platze und dass sein flüssiger Inhalt unter die Dotterhaut trete und dadurch den hellen Fleck erzeuge (S. 27). Der letztere, in dessen Mitte sich noch ein Kreis von Punkten befinde, bleibe bis nach der Befruchtung unverändert bestehen; dann aber beginne er zu schwinden, indem der helle Inhalt des Keimbläschens sich mit dem dunklen Dotter vermische (S. 28). Zugleich ziehe sich jener Kreis zu einem einzigen Punkt zusammen, welcher auch seinerseits bald verschwinde, sodass das dunkle Feld wieder so hergestellt werde, wie es im Eierstocke war (S. 29). — Die im Eileiter befindlichen Eier der Salamandra maculata sollen an einer Stelle dicht unter der Oberfläche einen undeutlich begrenzten weissen Fleck zeigen, welcher ebenfalls von dem aufgelösten Keimbläschen herrühre (S. 26).

Wagner (Nr 17 S. 10) bezeichnet den Umriss des Keimbläschens aus halbreifen Eiern des gemeinen Frosches als „margo undulatus." Die Keimflecke sollen bei allen Thieren nach Zerstörung des Keimbläschens in die Bildung

der Keimhaut eingehen und der eigentliche Keim sein — „germen animale verum et vivum, „jam ante praegnationem praeformatum“ (S. 5).

Bergmann beschreibt (Nr. 24 S. 90—92) die Zusammensetzung der Dottermasse in den reifen Froscheiern. Den vorherrschenden Bestandtheil bilden länglich viereckige Plättchen, an denen der Verfasser „durchaus unfähig war etwas Weiteres, als ihren äussern Umriss zu erkennen.“ Neben diesen grösseren Plättchen finden sich kleinere in allen Abstufungen bis zu punktförmigen Körperchen abwärts, aber ohne wesentlichen Unterschied in ihrer Zusammensetzung. Zellige Bildungen seien also im Dotter durchaus nicht vorhanden.

Reichert war der Erste, welcher die Entwickelung des Batrachiereies unter dem Einflusse der Schwann'schen Zellentheorie beobachtete. — Er geht von der Eizelle aus, welche vor der Erscheinung des Dotters einen Kern (Keimbläschen) und auch schon eine Hülle, die Dotterhaut, besitze (Nr. 25 S. 525). „Man sieht zunächst bei der Entstehung des Dotters um das Keimbläschen innerhalb der Eizelle einen feinkörnigen Niederschlag erscheinen, in welchem man keine Spur einer besonderen Bildung gewahrt. Dieser feinkörnige Stoff vermehrt sich nun mit dem Wachsthum der Eizelle, die von ihm sehr bald gelblich gefärbt wird“ (S. 526). In der Folge treten in der Dottermasse grössere Körperchen auf (Dotterplättchen), welche auf Kosten des feinkörnigen Blastems schnell zunehmen, sodass sie in reifen Dottern scheinbar die ausschliesslichen Elemente bilden (S. 527). Daneben finden sich andere Körperchen, welche zuerst zahlreich und granulirt, später aber in geringerer Menge und durchsichtig erscheinen (S. 526. 527). Diese hielt Reichert für die Kerne von Zellen, welche sich im noch unbefruchteten Dotter bilden sollten. (S. 527 und in: Reichert, Bericht über die Fortschritte der mikroskopischen Anatomie für das Jahr 1841, in Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1842 S. CCLIII. CCLIV). Diese Ansicht jedoch, sowie auch wohl diejenige, dass das Keimbläschen sich unter jene Zellen mische (siehe den genannten Bericht S. CCLV), gab Reichert später auf, ohne erneute Untersuchungen über die Entwickelung des Batrachiereies mitzutheilen.

Die jüngsten Eier, welche Vogt im Eierstocke von Alytes obstetricans sah, besassen schon eine Dotterhaut, einen Dotter und ein excentrisches Keimbläschen. Das letztere enthielt bläschenförmige, wandständige Keimflecke, deren Zahl und Grösse mit dem Alter des Eies zunehmen (Nr. 26 S. 1). Im hellen Dotter erschienen allmählich feine Körnchen und sammelten sich in

Gruppen, welche zu den Dottertäfelchen verschmolzen (S. 2). Diese erfüllen den Dotter endlich in dem Maasse, dass zwischen ihnen nur noch eine geringe Menge von Flüssigkeit und Molekularkörnern Platz findet (S. 5). Das Keimbläschen erhält in etwas älteren Eiern eine zackige Begrenzung mit abgerundeten Aus- und Einsprüngen (S. 3); im reifen Eie sei es abgeplattet und die kernlosen Keimflecke oval (S. 4). Nachdem die Eier gelegt worden, sei das Keimbläschen verschwunden, aber die Keimflecke fänden sich in der Rindenschicht des Dotters vor, scheinbar nur auf einer Seite des Eies (S. 6). — Was die Bedeutung des Eies und seiner Theile betrifft, so glaubt Vogt, „es müssten die Keimflecke selbst als Zellen angesprochen werden; als Zellen, eingeschlossen in einer zweiten Zelle, dem Keimbläschen, welches wieder in einer dritten Zelle, der Dotterzelle eingebettet ist“ (S. 18).

Prévost und Lebert wollen schon in noch durchsichtigen Eierstockseiern grosse gekernte Zellen gesehen haben, welche später zerfallen, worauf um ihre freigewordenen Kerne neue Elemente, die grossen Dotterkugeln des reifen Eies, entstehen (Nr. 30 S. 194. 196. 222). Die übrigen bezüglichen Angaben der genannten Forscher sind nicht originell.

Cramer hat alle Stufen der Ausbildung des Eies von Rana temporaria an einem und demselben Eierstocke verfolgt. Die jüngsten Eibildungen seien „Kugeln von feinen Körnchen, die von einer zarten Haut knapp umschlossen sind. Ob das Keimbläschen in der Körnermasse begraben liegt, kann man nicht ausmachen, da an eine Präparation nicht zu denken ist. Etwas ältere Eier zeigen eine zarte Dotterhaut, die ein grosses, kugliges Keimbläschen einschliesst, was meistens der Wand näher, als der Mitte liegt. In dem freien Raum liegt die kleine Kugel von Körnchen, die früher von der Dotterhaut eng umgeben war. Es sieht aus, als wäre diese Haut durch Diffusion von ihr weit abgehoben, und dabei das Keimbläschen mit zum Vorschein gekommen, ob umgebildet oder nur vergrössert, ist nicht auszumachen. Wird das Ei etwas grösser, dann erweicht die kleine Kugel, und immer flüssiger werdend verbreiten sich die Massen in einem eleganten Halbmond in der Höhle des Dotterraums und um das Keimbläschen“ (Nr. 34 S. 21). Jene Körnchen vermehren sich in der konsistenten Flüssigkeit und ein Theil wächst zu den grösseren viereckigen Plättchen aus, sodass man im reifen Eie alle Zwischenstufen von denselben abwärts bis zu den kleinsten Pünktchen hinab findet. Die Eierstockseier haben ein schönes Epithel, welches deutlich ausserhalb dem Dotter aufliegt (S. 22). Die Keimbläschen enthalten zuerst feine, helle Körnchen, welche, bald an der

Peripherie, bald im Innern vertheilt, allmählich wachsen und sich zu Klümpchen sammeln, worauf die letzteren von Membranen umgeben werden. Diese Zellen seien von der verschiedensten Gestalt (S. 23). Bald aber verflüssige sich der Inhalt, sodass sie als leere, weisse, leuchtende Bläschen zurückbleiben (S. 24). Da die Eier innerhalb der Eileiter ein Keimbläschen nicht mehr besitzen, so glaubt CRAMER, dass die Membran desselben schon bei ganz reifen (Eierstocks-) Eiern aufgelöst werde und jene Bläschen sich alsdann im ganzen Dotter zerstreuen (S. 26).

LEREBOULLET will den Dotter von 0.30 mll. grossen Eierstockseiern des Frosches mit durchsichtigen gekernten Zellen von 0.03 mll. im Durchmesser angefüllt gefunden haben, während die Dotterkörner durchaus fehlten (Nr. 84 S. 57). In etwas kleineren Eiern traf er (nach den Abbildungen und den Massen zu urtheilen) viel grössere Keimflecke.

CARUS hat die von CRAMER erwähnte Kugel in den Eierstockseiern des Frosches gleichfalls beschrieben. Diese Kugel oder der Dotterkern entstehe durch eine allmähliche Ansammlung einzelner Körner; später löse sich eine Körnerschicht nach der andern von seiner Peripherie ab und vermische sich mit der Eiflüssigkeit. Während seines Bestandes bei der Entwickelung des Eies vermindere sich seine Grösse nicht, aber im vollendeten Eie sei keine Spur mehr von ihm vorhanden (Nr. 87).

NEWPORT hat ausführliche Mittheilungen über das reife Froschei von dessen Aufenthalte im Eierstocke an bis zur Befruchtung gemacht (Nr. 35 S. 176). Die Dottermasse desselben bestehe aus dichtgedrängten gekernten Zellen, welche auf einer Seite des Eies dunkel gefärbt, auf der andern hell sind. Mitten unter den dunkelfarbigen Zellen und excentrisch gelegen, befindet sich das linsenförmige Keimbläschen, unregelmässig zusammengedrückt, weiss, undurchsichtig. Dieses Aussehen führt NEWPORT auf die Einwirkung des Spiritus zurück, welchen er zur Erhärtung der Eier benutzte. An der Oberfläche der dunkelfarbigen Eihälfte bemerkte er ferner eine kleine Oeffnung, die Mündung eines Kanals, welcher durch den Dotter zum Keimbläschen führe. Das Keimbläschen enthalte eine Anzahl sekundärer Zellen; diese seien mit tertiären und letztere sogar mit quaternären gefüllt. Mitten unter den sekundären Zellen, im Centrum des Keimbläschens seien bisweilen eine bis zwei grössere Zellen, die Ueberreste des ursprünglich einfachen Keimflecks sichtbar (S. 175); die peripherischen Zellen des Keimbläschens seien die kleinsten, welche scheinbar aus geplatzten sekundären Zellen abstammen. So wäre das

Keimbläschen des reifen Eierstockseies nach Newport als eine Mutterzelle zu betrachten, welche ein ganzes System ineinandergeschachtelter Tochterzellen einschliesst (S. 177). — Das Keimbläschen dringe niemals bis an die Oberfläche des Eies vor und gehe im Innern des Dotters zu Grunde, bevor die Eier den Eierstock verlassen haben; später fänden sich bisweilen an derselben Stelle noch einige Spuren des früheren Gebildes vor (S. 178). Den Grund für das Verschwinden des Keimbläschens glaubt Newport in der endogenen Zellenbildung zu sehen, indem die Mutterzelle durch das fortschreitende Wachsthum der Tochterzellen endlich zur Auflösung kommt (S. 179). Während des Aufenthalts der Eier im Eileiter nähmen die weissen Dotterzellen gegenüber den dunkelgefärbten an Grösse zu (S. 183). Weiter beschreibt Newport eine Reihe von Erscheinungen an der weissen Dotterfläche, welche meist nach der Befruchtung der Eier auftreten, aber auch schon im Eileiter ablaufen können also jedenfalls von der Befruchtung unabhängig sind. Es zeigte sich nämlich an der bezeichneten Stelle zuerst ein Fleck, über dessen Natur, ob er von einem Bläschen oder einer Einsenkung herrühre, Newport sich nicht vergewissern konnte. Aus dem einen Flecke werden mehre, welche einen dunklen Ring mit eingeschlossener heller Mitte bilden. Nach einiger Zeit und meist vor dem Beginne der Dotterbildung verschwindet dieses Bild und es bleibt nur selten eine flache Einsenkung zurück (S. 185. 186).

Aus dem erläuternden Texte zur Tafel XXIII von Ecker's Icones physiologicae hebe ich Folgendes hervor. Das Eierstocksei des gemeinen Frosches besteht nach dem Verfasser aus der mit einem Epithel bedeckten Eihaut, welche nebst klarer Flüssigkeit eine noch kleinere gelbliche Dotterkugel und das Keimbläschen einschliesst, in dessen Innerem zahlreiche kleine Körner enthalten sind. Allmählich füllt der Dotter das ganze Ei aus, und zur Zeit der Reife findet man im Keimbläschen, statt jener kleinen Körner, blasse zellenartige Körperchen von 12—15 μ Durchmesser, welche nach dem Verschwinden des Keimbläschens im befruchteten Ei durch den ganzen Dotter zerstreut werden. Im Inneren des frischgelegten Eies umschliesst die grauweisse Dottermasse eine kleine Höhlung, welche nach dem dunklen Pole hinzieht.

Nach Leuckart (Nr. 38 S. 794—796) ist das Keimbläschen derjenige Theil des Froscheies, welcher im Eierstocke zuerst, aber schon innerhalb eines mit Epithel ausgekleideten Follikels unterschieden werden kann. Anfangs hat das Bläschen nur einige wandständige Keimflecke, die sich aber später ver-

mehren und vergrössern. Alsdann lagert sich eine eiweissartige Masse (primitiver Dotter) um dasselbe ab, in deren peripherischen Theilen die Bildung der Dotterkörner vor sich geht. Diese seien zuerst punktförmige Molekularkörperchen und erlangen erst ziemlich spät ihre volle Entwickelung. Der eigenthümliche Dotterkern wurde nicht selten vermisst und die Dotterhaut erst in späteren Stadien wahrgenommen. Das excentrisch gelegene Keimbläschen des reifen Eies sei in der Regel abgeplattet.

Wittich findet, dass die leistenförmigen embryonalen Anlagen der Geschlechtsdrüsen aller Batrachier in beiden Geschlechtern vollkommen gleich seien; sie beständen aus ziemlich grossen, kernhaltigen und feingekörnten Zellen (Nr. 37 S. 148. 150). Diese Zellenmasse gruppire sich zu einem Cylinder, in dessen Hohlraume eine äusserst lebhafte Entwickelung neuer, sehr grosser kernhaltiger Zellen stattfinde, „die oft schon eine täuschende Aehnlichkeit mit jungen Eiern zeigen". Die Kerne enthalten verschieden grosse Fettkörperchen und sind umgeben von einer hyalinen Masse, welche aber einer eigenen Zellenmembran noch entbehrt. Bei weiblichen Thieren sammelt sich nun allmählich der Dotter in dieser Masse, die Kerne werden zu Keimbläschen, die den Dotter umgebenden Zellen zur Epithelialauskleidung der Eikapseln. Die übrige Zellenmasse der Anlage wird zu den bindegewebigen Theilen (S. 151). Bei den Anuren wird der innere Raum des Organs von straffen Querbalken durchsetzt, zwischen denen die Eichen entstehen.

Thomson schliesst sich in der Entwickelungsgeschichte des Frosches Leuckart an. Doch betont er, dass der primitive Dotter mit einer scharfen Grenze ein wenig von der Follikelwand abstehe, in welchem Zwischenraume der dunkle Dotterkern liege (Nr. 42 S. 94. 95). Auch sollen die Zellen des Follikelepithels sich gegen den Dotter ausbauchen. Im reifen Ei sei das Keimbläschen abgeflacht (S. 93), ein gekerbtes Aussehen seiner Oberfläche aber nicht konstant und mehr zufälliger Natur. Den Dotterkanal scheint Thomson nicht selbst gesehen zu haben, sondern nach früheren Berichten anzunehmen (S. 94). Ebenso stellt er in Betreff des Schwindens des Keimbläschens nur die Mittheilungen seiner Vorgänger zusammen.

Schultze bemerkt über die kleine Vertiefung, welche am oberen Pole innerhalb eines hellen Hofes schon an unbefruchteten Eiern sichtbar ist und welche er „Keimgrube" nennt, dass sie vielleicht der Befruchtung diene, eine dem Dotter eigene Mikropyle sei; auch hielt er es für möglich, dass jene Grube

in irgend einem Zusammenhange stehe mit der Eigenthümlichkeit befruchteter Eier, ihren Pol stets nach oben zu kehren (Nr. 52 S. 15).* —

v. Bambecke untersuchte die Eierstockseier des Pelobates fuscus. Die Dottermasse lagert sich gleichmässig um das Keimbläschen ab und niemals in Gestalt eines Dotterkernes (Ecker). Die nahezu reifen Eier enthielten noch das runde Keimbläschen nahe der Peripherie, von dunkler Dottermasse umgeben (Nr. 63 S. 8. 9). In den reifsten Eiern war es aber nicht mehr zu finden; statt dessen zeigte der Dotter daselbst ein marmorirtes Aussehen, welches sich bis zur Oberfläche erstreckt und wahrscheinlich von der Vermischung des Dotters mit dem Inhalte des Keimbläschens herrührte (S. 10). An den gelegten Eiern bemerkte auch v. Bambecke eine heller gefärbte Einsenkung inmitten des dunklen Feldes, eben die Keimgrube (S. 17). Ausser derselben beschreibt er in seinem letzten Aufsatze (Nr. 71) ausführlich kleinere Grübchen, welche die Mündungen feinster Kanälchen mit terminalen Anschwellungen seien; Lage und Verlauf dieser Bildungen wären unregelmässig und wahrscheinlich bezeichneten dieselben den Weg der in den Dotter eindringenden Samenkörperchen. — Eine Dotterhaut sei weder an den Eierstockseiern, noch an den gelegten zu erkennen (Nr. 63 S. 9. 14).

Waldeyer will an erwachsenen Fröschen gefunden haben, dass die ersten Anfänge der Eifollikel vom äusseren Zellenüberzuge des Eierstocks (Endothel) ausgehende Schläuche seien, welche flach unter der Oberfläche sich hinziehen. Diese Schläuche enthalten theils grosse, dunkelgekörnte Zellen (Eizellen), deren ebenfalls grosse Kerne sich oft vielfach theilen, theils kleinere, blasse und platte, die spätern Follikelepithelzellen. „Bald wachsen zarte bindegewebige Fortsätze zwischen die einzelnen Eier eines Schlauches hinein und umschliessen je eines derselben sammt einer Anzahl der zarten platten Zellen, und so entstehen die kleinen Primordialfollikel des Froschovariums“ (Nr. 66 S. 74). Wenn die Dotterplättchen erscheinen, sind sie um so kleiner, je näher sie der Peripherie des Eies liegen. „Das Protoplasma der Follikelepithelzellen ist vollkommen membranlos und geht unmittelbar in die Schicht kleinster Elementargranulationen über, welche am meisten peripherisch gelagert ist.“ Eine Dotterhaut entstehe erst in späterer Zeit (S. 75).

*) Dass diese Eigenthümlichkeit nur den befruchteten Eiern zukomme, glaubt Schultze irrthümlicherweise zuerst entdeckt zu haben; denn schon Rusconi machte diese Thatsache bekannt (Nr. 39. S. 28).

Ich gehe nun zu meinen eigenen Untersuchungen über. — Die Anlage der Geschlechtsdrüsen ist anfangs eine indifferente, beiden Geschlechtern gemeinsame und bleibt es für die Wahrnehmung ziemlich lange Zeit. Denn wenn auch die Ursachen für eine Entscheidung nach der einen oder andern Seite schon frühzeitig vorhanden sein mögen, so ist es doch bei der Gleichheit der Elemente, welche beiderlei Organe aufbauen, nicht möglich, dieselben früher zu unterscheiden, als bis die unzweifelhafte Anlage eines Eies vorliegt oder eine Anordnung der Elemente, welche das Nichtzustandekommen von Eiern verbürgt. Es soll sich aber die Darstellung zunächst nur auf den Eierstock beziehen, und erst später ausgeführt werden, wann und auf welche Weise die Entwickelung des Hodens sich von derjenigen des Eierstocks trennt.

Ich beginne mit der Untersuchung von Larven, an denen die Anlagen der Hinterbeine mit der Lupe eben wahrgenommen werden können. Nach Eröffnung solcher Larven ist die Anlage der Geschlechtsdrüsen selbst unter der Lupe kaum wahrnehmbar: zu beiden Seiten der Gekrösewurzel verläuft, in den Winkel zwischen Gekröse und Nieren gleichsam eingeklemmt, ein äusserst dünnes Fädchen, welches aber eigentlich nur in der vorderen etwas stärkeren Hälfte sichtbar ist, nach hinten zu wegen seiner Feinheit sich zu verlieren scheint (*Taf. XX Fig. 363*). Querdurchschnitte, mit stärkeren Vergrösserungen untersucht, lehren Folgendes: jenes Fädchen erscheint als eine aus gleichartigen Zellen zusammengesetzte, von der die Bauchhöhle auskleidenden Zellenschicht ausgehende Leiste, welche bald einen rundlichen oder kolbigen Durchschnitt zeigt, bald seitlich zusammengedrückt ist (*Taf. I Fig. 1*). Alle jene Zellen, soweit sie zu unserer Organanlage gehören, sind rundlich, ihr ganz klares oder wenig punktirtes Protoplasma besitzt keinen scharfen Umriss; dagegen ist der Kern stets sehr deutlich gezeichnet und erscheint durch seinen körnigen Inhalt dunkler als seine Umgebung. Die Zellen des Peritonealepithels, mit welchem jene Leiste in kontinuirlichem Zusammenhange steht, sind aber zur selben Zeit schon bedeutend abgeflacht und ausgedehnt. — Welchem Theile der embryonalen Körperanlagen die Geschlechtsdrüsen angehören, kann erst in einem späteren Abschnitte auseinandergesetzt werden. — Von der bezeichneten Entwickelungsstufe an treten an einzelnen Stellen der fadenförmigen Anlage Umbildungen auf und zwar in der Weise, dass dieselben zuerst in der vordern stärkeren Hälfte als zerstreute Heerde sich zeigen. Später vermehren sich diese Heerde und verbreiten sich auch auf den hinteren Abschnitt der Anlage; und da sie entsprechende Anschwellungen der letzteren hervor-

rufen, so erscheint dieselbe einige Zeit vor der Larvenmetamorphose rosenkranzähnlich und verliert diese Form erst, wenn die Heerde zusammenrücken und endlich zusammenstossen. Es folgt aus dem Gesagten, dass man von der ersten Entstehung jener Heerde an in den besprochenen Anlagen zu jeder Zeit alle möglichen Entwickelungsstufen ihrer Elemente zugleich antreffen muss, und ferner, dass die Umbildungen nicht an bestimmten Stellen verfolgt werden können. Dazu kommt noch, dass die Entwickelung der Geschlechtsdrüsen durchaus in keinem bestimmten Verhältniss zur Grösse und übrigen Ausbildung der Larven steht, sondern bald langsamer, bald rascher verläuft; manche Larven können weniger Umbildungsheerde aufweisen als solche, die ihnen an Alter und Reife nachstehen und diese sogar mit dem ganzen Process früher begonnen haben. Diese Umstände setzen der Untersuchung gewisse Schwierigkeiten, welche nur durch sehr ausgedehnte Beobachtungsreihen überwunden werden können.

Wo ein Umbildungsheerd im Entstehen begriffen ist, schwillt die Leiste so weit an, dass ihr Querschnitt den Umriss eines gestielten runden Körpers erhält. Während dabei die Zellen im Stiele noch in der früheren Anordnung beharren, verändert sich dieselbe innerhalb der Anschwellung. Die peripherischen Zellen verbinden sich inniger unter einander und werden flach, wahrscheinlich in Folge der Ausdehnung, welche sie bei der Anschwellung des Organs erleiden. An den entsprechenden centralen Zellen dagegen verschmelzen die Protoplasmaleiber zu einer einzigen Masse, welche durch eine hinzutretende klare Flüssigkeit sich zusehends vergrössert, und in deren Mitte die freigewordenen Kerne zusammentreten. Die an diesen neugebildeten Raum angrenzenden Zellen des Stiels passen sich denen der äusseren Lage an. Durch alle diese Vorgänge ist an der Bauchseite des Organs ein Follikel entstanden, welcher von einer Lage platter Zellen umschlossen, mit klarer Flüssigkeit angefüllt ist und in seinem Centrum einen Haufen zusammengedrängter Zellenkerne enthält (*Taf. I Fig. 1*).

Solche embryonale Geschlechtsdrüsen, in denen die Entwickelung der ersten Follikel scheinbar eben begonnen hat, zeigen doch hier und da bereits einen weiteren und wichtigen Fortschritt der Follikelbildung. Ich lege auf diese Thatsache insofern ein Gewicht, als bei der Untersuchung älterer Anlagen, welche ein nicht leicht zu sichtendes Durcheinander der verschiedensten Entwickelungsstufen der Follikel bieten, gegen meine Darstellung Einwürfe gemacht werden könnten, welche bei der Betrachtung jener jüngeren Anlagen

nicht wohl möglich sind. In jenen weiter entwickelten Follikeln ist das Centrum verändert: statt der sechs oder acht Zellenkerne von circa 4—5μ Durchmesser findet man nur noch zwei bis drei bis zu 9μ Durchmesser, oder sogar nur noch einen einzigen von 12—15μ Durchmesser, welcher aber bisweilen nicht rund, sondern traubig erscheint (*Taf. I Fig. 2*). In jenen mittelgrossen Kernen sieht man gewöhnlich ein hellglänzendes Kernkörperchen, in den grossen mehrere, welche bei der traubigen Form des Kerns in den Vorragungen liegen. — Die einkernigen Follikel sind offenbar älter als die vielkernigen, denn sie sind grösser und ihre äussere Zellenkapsel ist noch mehr verdünnt als bei den andern. Sie können aber nicht gleich einkernig entstanden sein, denn es fehlen solche jüngere Entwickelungsstufen; auch können sie nicht aus einer Theilung der vielkernigen Follikel mit darauffolgendem schnellen Wachsthume der Theile hervorgegangen sein, denn auf dem Querdurchschnitte der ganzen Organanlage zeigt sich immer nur ein Follikel, und eine Anordnung von je sechs bis acht sekundären Follikeln hintereinander statt eines ursprüng. lichen müsste das Organ merklich verlängern, was aber niemals der Fall ist. Bleiben aber alle solche Erklärungen für die Entstehung jener einkernigen Follikel ausgeschlossen, so führt uns die Erscheinung der unregelmässig traubigen Kerne zur einzig möglichen Annahme: die einkernigen Follikel entstehen aus den vielkernigen durch Verschmelzung der Kerne. Dies erklärt das spätere Auftauchen der ersteren ebenso, wie die rasche Grössenzunahme der einzelnen Kerne und vielleicht auch die Vermehrung der Kernkörperchen, und scheint überhaupt eine ganz natürliche Folge des Vorgangs, vermittelst dessen zuerst die Leiber der centralen Zellen verschmelzen, um den Follikel zu bilden.

Fasst man alle ferneren Entwickelungsstufen der Geschlechtsdrüse, hier im Besondern des Eierstocks, bis nach der Metamorphose der Larven zusammen, so ergeben sich als wesentliche Momente: 1. die Vermehrung und das Wachsthum der Follikel, 2. die Entwickelung eines Bindegewebsgerüstes; Beides zusammen ergibt die Grössenzunahme des ganzen Organs. — Wenn die ersten Follikel eines Umbildungsheerdes an der Bauchseite des Organs entstanden, so füllen die nachfolgenden jüngern die Mitte und den breiten Stiel desselben aus (*Taf. I Fig. 3*). Obgleich nun zwischen den grössern und kleinern Follikeln ein gewisser Vorrath von den unveränderten ursprünglichen Zellen liegen bleibt, so können sie doch die verschiedenen Hervorwölbungen der Follikel nach unten nicht ausgleichen, wodurch die Umbildungsheerde

eine himbeerartige Oberfläche erhalten, was man freilich erst bei etwas grösseren Organen vermittelst der Lupe wahrnehmen kann. Es ist aber klar, dass die Follikel, welche sich im Innern des Organs bilden, ihre Hüllen nicht von der äussern Zellenlage, sondern von den sie gerade umgebenden Zellen erhalten; und wenn anfangs die peripherischen und centralen Elemente des Organs eine verschiedene Bestimmung zu haben schienen, so beweist der fernere Verlauf der Entwickelung, dass sie, schon ursprünglich gleichmässig indifferent, auch später ohne Unterschied und je nach den Umständen bald zur Hülle, bald zum Inhalte eines Follikels verbraucht werden. Denn auch die peripherischen Zellen können in den Winkeln zwischen grössern vorragenden Follikeln sich ansammeln und in ihrer Mitte dann neue Follikel erzeugen, an denen die ursprünglich centralen Zellen nicht betheiligt sind.

Die einzelnen Vorgänge bei der Follikelbildung treten in den älteren Geschlechtsdrüsenanlagen klarer hervor als in den jüngern, weil dort alle Zellen grösser geworden sind und daher in der Dicke eines feinen Schnittes nicht mehr wie in gleichen Präparaten aus früheren Entwickelungsperioden sich decken. Die zu einem Follikelinhalte zusammentretenden Zellen erscheinen aufgebläht, sodass zwischen ihnen selbst und ferner zwischen ihnen und der sie umspannenden Follikelwand jeder Zwischenraum schwindet und der gegenseitige Druck ebene Grenzflächen erzeugt (*Taf. I Fig. 7*). Untersucht man solche Zellen genauer, so ergibt sich, dass ihre Vergrösserung nicht einem einfachen Wachsthume entsprang, sondern dass neben dem ursprünglichen Protoplasma, welches durch sein punktirtes Aussehen und eine gewisse Schattirung kenntlich ist, eine klare Flüssigkeit sich in den Zellen ansammelte, welche nach der Verschmelzung der letztern die Hauptmasse des Follikelinhalts bildet, während die Reste jenes Protoplasmas als unregelmässige Flocken eine Zeit lang an den Kernen hängen bleiben, um endlich aufgelöst zu werden. — Auch die Verschmelzung selbst lässt sich an solchen Objecten leicht verfolgen: die zarten Linien, welche innerhalb eines entstehenden Follikel die Zellengrenzen andeuten, zerfallen in Reihen mehr oder weniger auseinander stehender Punkte, welche dann allmählich verschwinden (*Taf. I Fig. 5. 8*). — Erst wenn die Verschmelzung vollendet ist, treten die Kerne zusammen und verwachsen entweder alle auf einmal, oder in kleineren Partien, welche zuletzt zu einem Ganzen sich vereinigen (*Taf. I Fig. 3. 4. 6. 8*). Im ersten Falle sieht man die schon angeführten höckerigen oder traubigen Kerne als Uebergangsform, im andern Falle grössere und kleinere Kerne neben einander in einem Follikel.

Es lässt sich aber auf der in Rede stehenden Entwickelungsstufe nicht leicht bestimmen, ob dieser oder jener Kern ein einfacher Zellenkern oder aus der Verbindung von zwei und mehr solchen hervorgegangen sei. Eben so unentschieden bleibt es, ob die hellen Kernkörperchen sich später selbstständig vermehren oder nur durch den Verschmelzungsprocess in den grossen Kernen sich ansammeln.

Es ist eine natürliche Folge der fortdauernden Entwickelung neuer Follikel, dass die Geschlechtsdrüsenanlagen endlich mit solchen Gebilden von den verschiedensten Entwickelungsstufen und in allen Grössen angefüllt erscheinen. Untersuchte man nun bloss solche ältere Anlagen, so liesse sich der Einwurf, dass die offenbar älteren einkernigen Follikel aus den vielkernigen ebenso gut durch Theilung des Ganzen als durch Verschmelzung der Kerne hervorgegangen sein könnten, nicht leicht beseitigen. Den entscheidenden Aufschluss über den fraglichen Vorgang gibt die schon besprochene Untersuchung der ersten Follikelanlagen; denn wenn die Art und Weise, wie diese sich entwickeln, bestimmt nachgewiesen werden kann, so wäre es willkürlich, für die folgenden jüngeren Follikel eine andere nicht nachweisbare Bildungsnorm anzunehmen. Dagegen lernt man aus den spätern Entwickelungsperioden die Einzelheiten der ganzen Follikelbildung kennen, so dass für die richtige Erkenntniss eines scheinbar so einfachen Vorgangs die Untersuchung der Geschlechtsdrüsenanlagen auf allen ihren Entwickelungsstufen nothwendig erscheint.

Die bindegewebigen Theile der Geschlechtsdrüsen entstehen erst im weiteren Verlaufe des geschilderten Umbildungsprocesses. Wenn der Querdurchschnitt der Anlagen, dessen Masse im Beginn der Follikelbildung 45μ Länge und 30μ Breite betragen, um das Doppelte zugenommen hat und bereits eine beträchtliche Anzahl von Follikeln umfasst, ist noch keine Spur eines Bindegewebes zwischen ihnen zu entdecken. Erst an Larven, deren Hinterbeine schon gegliedert sind, erkennt man in der Längsaxe des bezeichneten Querschnitts einen Zug streifiger Masse mit eingelagerten Kernen. Diese bindegewebige Leiste, welche sich durch das ganze Organ hinzieht, entsendet alsdann Scheidewände zwischen die Follikel, welche diese von einander scheiden und die einzelnen mehr oder weniger vollständig einkapseln. In der Leiste selbst aber entwickeln sich später grosse, offenbar mit Flüssigkeit gefüllte Räume, welche nach der herrschenden Ansicht als Lymphräume betrachtet werden mögen. Da dieses Bindegewebsgerüst bei seinem ersten Auftreten schon im Gekröse des Organs wurzelt und hier mit dem Bindegewebe des Retroperitonealraums

zusammenhängt, so glaube ich, dass es auch von dem letztern abstammt und nicht etwa aus den noch indifferenten Zellen der eigentlichen Geschlechtsdrüsenanlage hervorgeht.

Während der Metamorphose tritt der Unterschied der Geschlechter schon in der äusseren Gestalt der Geschlechtsdrüsen hervor: die schmalen langgestreckten der künftigen Männchen beginnen allmählich sich zusammenzuziehen und die Form mit der Spitze nach hinten gerichteter Kegel anzunehmen, während die Eierstöcke länger bleiben, stärker in die Breite auswachsen, sich auf diese Weise in dicke Lappen verwandeln und entsprechend den früheren Follikelgruppen an ihrem lateralen Rande rund ausgezackt erscheinen. Nach der Larvenmetamorphose beginnen alsdann die Eierstöcke, indem ihr freier lateraler Rand sich stärker ausdehnt, als der angewachsene mediale, sich in der Art einer Krause zu falten. Ich vermag aber nicht zu entscheiden, ob diese Kräuselung noch im ersten Herbste eintritt, oder ob solche Eierstöcke durchweg Thieren angehören, welche bereits einmal überwinterten. Denn es hält schwer, die jungen metamorphosirten Thiere so lange in der Gefangenschaft zu erhalten, bis sie jene Reife erlangt; andererseits ist die Laichzeit unseres Thieres eine so ausgedehnte und das Wachsthum der im Freien befindlichen jungen Unken so sehr verschieden je nach der Gunst oder Ungunst ihrer äussern Lebensbedingungen, dass das Alter der im Laufe des Sommers eingefangenen mit Sicherheit nicht bestimmt werden kann. Ich halte es aber für wahrscheinlich, dass allenfalls bloss die Larven des Frühsommers im Herbste die bezeichnete Reife erlangen, die jüngern aber nicht mehr.

In den Eierstöcken, welche schon lappig geworden, aber noch nicht gekräuselt sind, findet man die einkernigen Follikel oft in überwiegender Zahl; sie sind in allen Theilen gewachsen und erreichen die Grösse von 60μ Durchmesser ihre Kerne eine solche von 30μ. Die letzteren werden noch meist von einer schmalen aber unregelmässigen Zone trüber Masse umgeben, welche ich für die letzte Spur des ursprünglichen Protoplasmas halte, von der ich schon gesprochen; in etwas älteren Follikeln ist davon nichts mehr zu sehen *(Taf. I Fig. 8)*. Durch die Bindegewebskapseln, welche um die einzelnen Follikel entstanden sind, haben die eigentlichen, ursprünglichen Follikelhüllen, die, wie wir sahen, aus platten Zellen zusammengesetzt sind, ihre Selbstständigkeit verloren und werden in allen Beschreibungen als innere epitheliale Auskleidung des Follikels bezeichnet. Uebrigens ist diese gegenwärtig sehr dünn und nur an den eingelagerten Kernen zu erkennen. — In den gekräuselten Eierstöcken

beginnt die Ausbildung des Follikelinhalts zum Ei. Denn bis zu diesem Stadium fehlte ihm der eigentliche Eistoff, welcher, wie ich zeigen werde, der alleinige Erzeuger der späteren Entwickelung zum selbstständigen Leben ist, nämlich die Dottersubstanz. Da nun die hier näher zu betrachtenden Bildungsstufen der Follikel gleichfalls in grosser Menge in den Eierstöcken geschlechtsreifer Thiere vorkommen, so will ich zur Vermeidung von Wiederholungen gleich von diesen reden. Ihr Bau ist nicht wesentlich von demjenigen der gekräuselten Eierstöcke unterschieden: man denke sich nur die Wände der letzteren durch die eingelagerten Eier und Eianlagen so stark ausgedehnt, dass die zierliche Krausenform unkenntlich wird, und man hat den klumpigen reifen Eierstock vor sich. — Die hier zunächst in Betracht kommenden, noch klaren Follikel sind nur mehr oder weniger ausgewaschene Exemplare der zuletzt beschriebenen Form. Ihre Grösse wechselt je nach dem Alter in ausserordentlich weiten Grenzen, auch wird ihre kugelige Gestalt bisweilen durch den Druck der umgebenden Theile beeinträchtigt. Das Follikelepithel verhält sich im Wesentlichen ganz so, wie bisher; an frischen Objecten versichert man sich über seine Anwesenheit nur durch die grossen, blassen Kerne, von denen bei der Einstellung des Mikroskopes auf die Follikelfläche eine Anzahl deutlich erscheint. Um sich aber zu überzeugen, dass diese Kerne wirklich Zellen angehören, und um weitere Merkmale der letztern feststellen zu können, empfehle ich die Behandlung der frischen Objecte mit Wasser; dadurch quellen die Zellen sehr stark, blähen sich gegen das Innere des Follikels auf und gewähren ein äusserst scharfes Bild. Da ihre nach aussen gewandten Flächen sich dabei nicht wohl ausdehnen können, so lässt sich ihr normaler Breitendurchmesser in der Flächenansicht leicht bestimmen, — 30 μ. Ferner kann man bei der Anwendung des Wassers nachweisen, dass der Follikelinhalt noch unmittelbar die Zellen berührt, dass aber die Grenze zwischen beiden Theilen eine sehr scharfe ist und sie durchaus nicht kontinuirlich zusammenhängen. Uebrigens kann man sich auch beim Zerdrücken dieser Zellen die Gewissheit verschaffen, dass sie Hüllen besitzen. Diese Beobachtung machte ich noch an Follikeln, welche bereits durch Dotter getrübt waren. — Solange die Follikel eine gewisse Grösse (100—150 μ) nicht überschritten haben, ist ihr Inhalt im frischen Zustande ganz durchsichtig klar; dass er aber gegen früher eine gewisse chemische Veränderung erlitten, erhellt daraus, dass er durch Chromsäurelösungen und theilweise schon durch blosses Wasser in eine sehr feinkörnige Masse umgewandelt wird, was in früheren Entwickelungsperioden bei gleicher

Behandlung nicht geschah. Dieser Versuch bestätigt aber auch, dass der Follikelinhalt, wie es schon im frischen Zustande erschien, in seiner ganzen Ausdehnung, in der nächsten Umgebung des Kernes, wie an der Peripherie, überall gleich beschaffen ist. — Etwa um die Zeit, wann das Wachsthum die obenbezeichnete Grenze erreicht hat, erscheinen in der ganzen Peripherie des Follikelinhaltes, ganz dicht am Follikelepithel, unregelmässige Häufchen von kleinsten, gelblichen, derbkonturirten Körperchen, sodass die Oberfläche des Follikels gefleckt aussieht (*Taf. I Fig. 9*). Diese Flecke vermehren sich und rücken dabei so nahe zusammen, dass sie endlich eine ziemlich gleichmässige Körnchenschicht bilden, wodurch der ganze Follikel endlich undurchsichtig wird. Zerdrückt man einen solchen von ungefähr 0.3 mll. Durchmesser, welcher dem blossen Auge noch bläulich opalisirend erscheint, so findet man den Inhalt zusammengesetzt aus einer farblosen Flüssigkeit und einer grossen Anzahl kleinster Körperchen, welche genau so aussehen wie jene in den oberflächlichen Häufchen angesammelten. Mit dem Auftreten dieser festen Theilchen in der Follikelflüssigkeit beginnt die Umbildung der letzteren zu einer Dottermasse und die Umwandlung des ganzen Follikinhaltes in ein Ei, wobei der Kern die Rolle des Keimbläschens übernimmt. Jene kleinen Körperchen oder die Dotterkörner vermehren sich nun ziemlich rasch; wobei erst wenige, dann immer mehr von den bekannten Dottertäfelchen oder -plättchen unter ihnen sich zeigen, sodass diese endlich in den der Reife entgegengehenden Eiern den bei weitem grössten Raum in der Dottermasse einnehmen. Bei stärkeren Vergrösserungen bemerkte ich nun, dass jene Dotterkörner in allen Grössenabstufungen bis zum blossen Punkt hinab ebenso eine viereckige Gestalt, gelbliche Farbe und derbe Konturen besitzen, wie die Plättchen, sodass ich nicht daran zweifeln kann, dass beide Formen sich nur in der Grösse unterscheiden. Ob nun die Plättchen durch ein Wachsthum der einzelnen Körner oder durch eine Verschmelzung mehrerer Körner entstehen, konnte ich nicht entscheiden, jedenfalls bilden sie sich zuerst im Innern und breiten sich erst in der Folge bis zur Oberfläche aus. — Es bliebe nur noch zu untersuchen übrig, woher die Dotterkörner ihren Ursprung nahmen, ob sie durch lokale Differenzirung in der Grundsubstanz des Follikels entstanden oder von der Oberfläche her einwanderten. Die Trübung der Follikel im Anfange der Dotterbildung und andererseits die eigenthümliche Umwandlung, welcher der Follikelinhalt bei der Anwendung der erhärtenden Chromsäure unterliegt, erlaubten mir nicht, auf jene Fragen bestimmt zu antworten. Jedoch kann man an den Durchschnitten von solchen

gehärteten Follikeln, in welchen die Dotterbildung vor Kurzem begonnen hatte, häufig bemerken, dass die dem Kerne oder dem Keimbläschen zunächst gelegenen Theile heller sind als die äusseren; was bei mir die Ansicht hervorruft, dass jene an der Oberfläche des Follikels auftretenden Körnerhäufchen allmählich ins Innere vorrücken und sich daselbst zerstreuen, während andere an ihre frühere Stelle treten.

Einige Forscher reden von einem räthselhaften dunklen Gebilde, dem Dotterkerne, welcher in wechselnder Gestalt in den hellen Follikeln vorkomme und bald früher bald später in dem entstehenden Dotter sich auflöse. Ich muss gestehen, dass ich eine solche Erscheinung weder an den frischen, noch an den gehärteten Eierstöcken sowohl junger als älterer Exemplare von Bombinator igneus antraf. Dasselbe Ergebniss lieferten mir einige junge Exemplare von Bufo cinereus, in deren Eierstöcken die Dotterbildung eben begonnen hatte und zwar bloss im vorderen Abschnitte, wesshalb er gelb und opak, der hintere aber noch halb durchsichtig und opalisirend aussah.

Ich wende mich nun zur Betrachtung des Keimbläschens. Anfangs, d. h. ohngefähr so lange, als das Protoplasma der ursprünglichen Bildungszellen noch kenntlich ist, gleichen die Keimbläschen noch ganz den Kernen, aus denen sie entstanden: ihre Form ist rundlich, jedoch nicht regelmässig, ihr Inhalt mit feineren und gröberen Punkten oder Körnern untermischt. Ausserdem enthalten sie einige verhältnissmässig grosse, unregelmässig gestaltete, wandständige Körperchen, die Keimflecke. Dies sind die gewachsenen und vermehrten Kernkörperchen der verschmolzenen Kerne und da sie im Verlaufe der Follikelbildung neu entstehen und in allen Grössen angetroffen werden, deren unterste an die grössten dunklen Punkte sich anschliesst, so vermuthe ich, dass sie aus den letzteren hervorgehen. Diese Annahme wird durch folgende Ueberlegung unterstützt: je kleiner die Kernkörperchen sind, desto breiter ist verhältnissmässig die Randzone derselben, welche in Folge einer für das beobachtende Auge zu starken Lichtbrechung dunkel erscheint, und desto kleiner das helle Centrum; sie müssen also natürlich bei einer gewissen Kleinheit nur noch als dunkle Punkte erscheinen. Daher halte ich es für mehr als wahrscheinlich, dass die Keimflecke aus den punktförmigen Körnern der ursprünglichen Kerne heranwachsen. — In dem Masse, als die Follikel immer mehr klare Flüssigkeit aufnehmen und die Protoplasmareste in derselben aufgelöst werden, verwandeln sich auch die Keimbläschen: während eines entsprechenden Wachsthums wird ihr Umriss kreisrund, ihr Inhalt, bis auf die gleichfalls wachsenden

Keimflecke, vollständig durchsichtig und lässt sich bei verschiedenen Reaktionen (Wasser, Chromsäure u. s. w.) nicht mehr vom übrigen Follikelinhalt unterscheiden *(Taf. I Fig. 9)*. Nachdem die Dotterbildung begonnen, verlieren sich jene grossen Keimflecke allmählich und in dem Masse als sie sich vermindern, erscheint an ihrer Stelle eine grössere Zahl kleinerer Keimflecke, welche die Farbe und den Glanz der Dottertäfelchen besitzen. Zuletzt ist die ganze Innenfläche des Keimbläschens mit solchen kleinen Keimflecken besetzt. Beim Bombinator igneus gelang es mir nicht, die Umwandlung der grösseren dieser Gebilde in die kleineren zu beobachten; dagegen glaube ich eine solche in den Eiern des Bufo cinereus erkannt zu haben. Zugleich mit dieser innern Veränderung des Bläschens gibt sein Kontur die kreisrunde Form auf und verläuft in einer unregelmässigen, allmählich sich immer mehr ausbuchtenden Wellenlinie. Dafür, dass dies ein normaler Befund ist, bürgt die Untersuchung ganz frischer Objekte ohne jeden Zusatz *(Taf. I Fig. 10)*. — Ueber das Wachsthum der Keimbläschen kann man im Allgemeinen sagen, dass sie bis zu ihrer Umwandlung entsprechend dem ganzen Follikel sich vergrössern, später aber in ihrer Zunahme hinter demselben zurückbleiben. Alsdann verlassen sie auch ihre centrale Lage und rücken gegen die Oberfläche des Follikels vor.

Wenn das junge Ei die Grösse von ungefähr 0.4—0.5 mll. Durchmesser erreicht hat, bemerkt man zwischen dem Follikelepithel und dem Dotter eine äusserst schmale, helle und strukturlose Zone — die Anlage der Dotterhaut. Da das ganze Wachsthum des Dotters durch Anlagerung von aussen erfolgt und nach der Bildung der Dotterhaut noch längere Zeit fortdauert, so scheint es mir gar nicht zweifelhaft zu sein, welche genetische Bedeutung derselben zukomme. Sie ist eine von aussen dem Dotter angefügte, anfangs offenbar halbflüssige Substanzschicht; und wenn man sie mit einer sich entwickelnden Zellenhülle verglich, so vergass man, abgesehen von andern irrthümlichen Anschauungen, dass die Dottermasse nach aussen keine fixe Grenze, also zu keiner Zeit während ihrer Ansammlung eine bestimmte Rindenschicht besitze, welche als ein organisch zur Hauptmasse gehöriger Theil erstarren könnte.

Zuletzt von allen Bestandtheilen des Eies erscheint das Pigment.* Es verbreitet sich über die ganze Dotteroberfläche, aber in wechselnder Stärke.

* Dass dasselbe ein bloss accessorischer Theil der Eisubstanz, ohne jede wesentliche Bedeutung sei, erhellt am besten daraus, dass selbst von so nahverwandten Arten, wie die verschiedenen Tritonen es sind, die einen pigmentirte, die anderen ganz pigmentfreie Eier haben.

Die Halbkugel, in welcher das Keimbläschen sich befindet, nimmt so viel von dem körnigen, durchaus schwarzen Pigment zwischen die Dotterkörner auf, dass sie ein schwärzliches Kolorit erhält, die andere dagegen nur so viel, dass die durchscheinende gelbliche Dotterfarbe und das Pigment sich zu einem hellen Grau vermischen. Die dunkle Hemisphäre dreht sich bekanntlich, nachdem das Ei gelegt und befruchtet worden, beständig nach oben; woraus man Veranlassung genommen hat, von einer oberen und einer unteren Halbkugel und den entsprechenden Polen des Eies zu reden. Ich werde mir erlauben, aus Rücksicht auf die Bequemlichkeit des Ausdrucks, jene Benennungen auch schon auf das Ei vor seiner Befruchtung anzuwenden.

Ich darf es als bekannt voraussetzen, wie die reifenden Eier aus der Wand des Eierstocks in gestielten Kapseln hervorwachsen und alsdann in die Höhlungen des Organs vorragen. Unter den reifen Eiern, welche die volle Grösse von ohngefähr 1.5 mll. Durchmesser erreicht haben, fand ich drei verschiedene Bildungsstufen, deren Reihenfolge leicht zu bestimmen war, und welche offenbar nur durch kurze Zeiträume der Entwickelung von einander getrennt, wahrscheinlich zu einer und derselben Brut bestimmt waren, da eine solche, wie ich weiter unten noch ausführlicher zeigen werde, stets Eier von verschiedener Ausbildung umfasst. Die der Entwickelung nach jüngsten von jenen Eiern schlossen sich unmittelbar an die halbreifen an. Ihre Dotterhaut hing mit dem Dotter so innig zusammen, dass an eine Ablösung derselben nicht zu denken war; auch liess sich eine bestimmte Grenze zwischen beiden Theilen nicht nachweisen.

Die Dottermasse war in der untern Halbkugel etwas grobkörniger als in der oberen; auch fehlten dicht an der Peripherie die grössten Dotterelemente, wobei die Mächtigkeit dieser feinkörnigen Schicht mit derjenigen der Pigmentlage übereinstimmte, also in der oberen Halbkugel am grössesten war. In der letzteren, ohngefähr 150—180 μ von der Oberfläche entfernt, befand sich die runde, das Keimbläschen enthaltende Höhle, deren Höhe (300—400 μ) von der Breite (400—500 μ) etwas übertroffen wird *(Taf. I Fig. 11)*. Es ist klar, dass diese Höhle ihre Gestalt derjenigen des Keimbläschens verdankt; wenn aber letzteres bei seinem Vorrücken gegen die Dotteroberfläche, also im Anfange der Dotterbildung, jene Form besass und auch in gehärteten Eierstöcken behielt, so füllt es im vorliegenden Stadium den frühern Raum nicht mehr aus. Geschrumpft liegt es meist an der gegen das Centrum des Eies gekehrten Wand der Höhle, während der leergewordene Theil der letzteren mit klarer Flüssigkeit

angefüllt ist. Obgleich nun die angewandten Erhärtungsmittel in jüngeren Eiern eine solche Schrumpfung nicht bewirkten, also auch hier keine künstliche Bildung vorzuliegen schien, so habe ich diesen Befund doch an frischen Objekten kontrolirt und ihn vollständig bestätigt gefunden. Präparirt man die Keimbläschen unter Jodserum* aus den dottergefüllten Eiern aller Grössen heraus, so ergibt sich die fortschreitende Schrumpfung des Keimbläschens aufs unzweideutigste *(Taf. I Fig. 10)*. Zeigte es anfangs nur einen wellenförmigen Umriss, so erscheint es später mit stark vorspringenden Buckeln besetzt, in denen die Keimflecke angesammelt sind; zugleich ist es linsenförmig abgeflacht, trübe und gelblich gefärbt. In den reifen Eiern endlich, deren Beschreibung ich eben unterbrach, hat es freilich noch dieselbe äussere Form; aber der Inhalt ist noch undurchsichtiger, sehr feinkörnig und fest geworden und hat sich von der Hülle, an welcher die Keimflecke hängen bleiben, etwas zurückgezogen. Die letzteren sind jetzt kreisrund; einige unter ihnen sind offenbar gewachsen (bis zu 15 μ Durchmesser) und enthalten je einige Körner oder Bläschen, welche aber viel kleiner sind, als die kleinsten Keimflecke.

Das zweite Stadium der Reife unterscheidet sich vom besprochenen äusserlich dadurch, dass am oberen Pole, also über dem Keimbläschen, ein gelblicher, unregelmässiger Fleck mit verwaschenen Rändern inmitten des dunklen Feldes entstanden ist. An Durchschnittsbildern erkennt man die Ursachen dieser Erscheinung: die Pigmentschicht ist daselbst theils ganz unterbrochen, theils wie verwischt, sodass die ungefärbte Dottermasse an der Oberfläche zu Tage tritt *(Taf. I Fig. 12)*. Im Innern ist die Höhle des Keimbläschens spurlos verschwunden, und ruht dieses nach dem passenden Bilde Newport's (Nr. 35 S. 176) wie ein Aprikosenkern im Fleische der Frucht, fest im Dotter eingezwängt. Es nimmt alsdann die Stelle ein, die es zuletzt auf dem Boden der Höhle inne hatte, hat sich also im Vergleiche zur Zeit, wo es noch die ganze Höhle ausfüllte, von der Oberfläche der Dotterkugel scheinbar entfernt. Auch hat es nur noch annähernd eine linsenförmige Gestalt, denn seine Umrisse sind verschwommen und die Dottermasse dringt bereits hier und da in dasselbe ein. Von der Hülle des Keimbläschens und den Keimflecken sind nur noch einzelne Reste sichtbar, welche zum Theil schon in dem Rande der umgebenden Dottermasse liegen. Die Dotterhaut eines solchen Eies hängt nicht mehr, wie im

---

* Dieses Mittel konservirt nach meiner Erfahrung auch die viel zarteren Säugethiereier recht gut.

früheren Stadium, innig mit dem Dotter zusammen, sondern lässt sich ziemlich rein von ihm abheben.

Die dritte und letzte von mir beobachtete Form von reifen Eierstockseiern enthielt keine Spur eines Keimbläschens mehr; an seiner Stelle befand sich eine äusserst feinkörnige Masse, welche ohne bestimmte Grenzen in die mit Dotterplättchen angefüllte Dottersubstanz überging und offenbar aus dem Zerfalle des Keimbläschens hervorgegangen war (*Taf. I Fig. 13*). Der Fleck am obern Pole war noch vorhanden, die Dotterhaut konnte gleichfalls unschwer von der Dotteroberfläche getrennt werden.

Die reifen Eier lösen sich während der Begattung vom Eierstocke ab, gelangen in die Bauchhöhle und werden darauf in die Eileiter aufgenommen, aus denen sie ins Wasser ausgestossen und dabei befruchtet werden. Die normale Begattung des Bombinator igneus scheint 24—36 Stunden zu dauern; ich glaube mich aber überzeugt zu haben, dass die Eier erst gegen das Ende der Begattung in die Eileiter eintreten, also in denselben sich nur eine verhältnissmässig kurze Zeit aufhalten. Es ist mir nun nicht gelungen, Eier auf dieser Wanderung anzutreffen; doch glaube ich diese Lücke in der Untersuchung durch Vergleiche der vorhergehenden und der nachfolgenden Bildungsstufen ausfüllen zu können. Ich habe mehrfache Gelegenheit gehabt, dem Legegeschäft des Bombinator igneus beizuwohnen; daher war es mir möglich, die Eier zu jeder beliebigen Zeit, selbst unmittelbar nach ihrem Austritte aus dem Mutterthiere in die Kupferlösung zu bringen und so für die gewünschte Untersuchung jede weitere Veränderung hintanzuhalten.

Bekanntlich erhalten die Eier der meisten Batrachier, so auch unseres Thieres, innerhalb der Eileiter gallertartige Hüllen. Ich kann aber die Beschreibung derselben übergehen, da sie, für die Entwickelung ohne Bedeutung*, wesentlich nur der Befruchtung dienen. Sonst sind die frischgelegten Eier den von mir beschriebenen reifsten Eierstockseiern sehr ähnlich. Die Vertheilung des Pigments ist noch dieselbe: die obere Halbkugel ist schwärzlich gefärbt, von der untern empfängt man den Eindruck wie von einer hellen, mit einem schwarzen Pulver leicht bestreuten Fläche. Ein Theil der frischgelegten Eier zeigt auch den hellen Fleck in der Gegend des obern Poles; lässt man dieselben sich weiter entwickeln, so kann man gewisse Veränderungen

* Schon Rusconi bewies (Nr. 6 S. 9. Nr. 16 S. 212), dass ein von seiner Gallerthülle befreites Ei sich ebenso normal wie ein intaktes entwickele.

innerhalb jenes Flecks und sein schliessliches Verschwinden leicht verfolgen. Untersucht man ihn genauer, so findet man seine Mitte häufig vertieft und etwas dunkler als die Umgebung; bisweilen gewährt sie sogar das Bild der in einem Polster angebrachten Knöpfe oder eines eingezogenen Nabels. Nach kurzer Zeit schwindet dieser Knopf und es bleibt an seiner Stelle ein Loch, wie es beim Einstich in eine teigige Masse entsteht *(Taf. I. Fig. 15)*. Dieses Loch kann entweder auch verschwinden, bevor andere Erscheinungen auftreten, oder es bleibt bis zum Beginne der Dottertheilung bestehen. Ebenso können auch mehrere derartige Löcher vorhanden sein. Unterdess ist aber der helle Fleck verschwunden, indem er sich entweder stetig zusammenzog oder im Gegentheil unregelmässig sich ausbreitete, dem dunklen Felde für kurze Zeit ein marmorirtes Aussehen verlieh und dann erst verschwamm. Uebrigens ist die Reihenfolge aller dieser Ercheinungen durchaus nicht beständig: oft fehlt die eine oder andere oder sie reduciren sich darauf, dass der helle Fleck allmählich schwindet, ohne dass in seinem Bereiche bemerkenswerthe Veränderungen vor sich gingen. Durchschnitte von solchen mit einem Fleck versehenen Eiern lehrten, dass er ebenso wie in den reifen Eierstockseiern von einer theilweisen Zerstörung der Pigmentschicht herrühre; die Löcher und Vertiefungen erwiesen sich als der Ausdruck nur ganz oberflächlicher Unregelmässigkeiten. Die Dottermasse zeigte keine weitere Veränderung, als dass die feinkörnige Substanz, welche ich bereits auf der letzten Reifestufe des Eies als Residuum des Keimbläschens fand, sich unregelmässig in dem umgebenden Dotter zerstreut hat, namentlich in schmalen Streifen gegen die Oberfläche ausstrahlt. Dies kann man an der grauen Färbung oder der Trübung erkennen, welche jener Substanz durch die angesammelten punktförmigen Körnchen verliehen wird, sodass der Dotter der obern Eihälfte nach seiner Vermischung mit der dunkleren Masse marmorirt aussieht. Aber auch diese innere Verfärbung schwindet bald in Folge einer gleichmässigeren Vertheilung der festen Dottertheilchen. — Alle diese Erscheinungen sind also Störungen in der Gleichmässigkeit der Pigmentschicht einerseits und andererseits der innern Dottermasse, welche vor dem Beginn der eigentlichen Embryonalentwickelung ganz oder zum grösseren Theile wieder ausgeglichen werden; im letztern Falle aber stehen sie, wie es im folgenden Abschnitte noch näher ausgeführt werden soll, mit jener Entwickelung in keinem Zusammenhange. Ich bemerkte aber schon, dass nur einige der frischgelegten Eier alle jene Erscheinungen aufweisen.

Die übrigen verlassen die Eileiter entweder mit einem Flecke, welcher im Verschwinden begriffen ist, oder selbst mit einer, gegenüber den reifsten Eierstockseiern, schon wiederhergestellten Pigmentschicht; ebenso kann die Ausgleichung der inneren Dottermasse bereits mehr oder weniger ausgeführt sein. Aus diesen Thatsachen erhellt aber, dass die in einer Brut abgesetzten Eier sich auf verschiedenen Stufen ihrer Umbildung befinden und dass die geschilderten Vorgänge gewöhnlich zum Theil oder vollständig in den Eileitern, mithin von der Befruchtung durchaus unabhängig, ablaufen. Die am weitesten zurückgebliebenen der frischgelegten Eier haben offenbar den Eierstock zuletzt und zwar nur eine kurze Zeit, bevor sie gelegt wurden, verlassen,* sodass ich sie nun in der Entwickelungsreihe ohne Zweifel unmittelbar neben die reifsten Eierstockseier stellen darf, obgleich sie nicht dem Eileiter entnommen wurden. Ein Vergleich beider Formen mag diese Annahme noch weiter begründen: eine geringe Abnahme im Umfange des Fleckes und die stärkere Zerstreuung der feinkörnigen Masse sind die einzigen Fortschritte des älteren Eies.

Wenn ich also annehmen darf, eine wesentlich ununterbrochene Entwickelungsreihe der Erscheinungen am obern Pole beobachtet zu haben, so fragt sich nun: wie entsteht und was bedeutet jene Zerstörung der Pigmentschicht, deren Ausgleichung so bald erfolgt, ohne nachweisbare Folgen zu hinterlassen? — Die Antwort ergibt sich allerdings nicht unmittelbar aus meinen Beobachtungen, wohl aber aus einer vergleichenden Betrachtung dieser und einiger älterer Angaben. Ich erinnere zunächst daran, dass der helle Fleck sich nicht allmählich entwickelt, sondern ganz unvermittelt auftritt, und dass zugleich ebenso plötzlich der vom schrumpfenden Keimbläschen zurückgelassene Hohlraum verschwunden ist. Der letztere war mit einer Flüssigkeit angefüllt, und wenn man bedenkt, dass das schrumpfende Keimbläschen fester wird, also Flüssigkeit verliert, so ist es wohl mehr als wahrscheinlich, dass die ursprüngliche Höhle des Keimbläschens nach wie vor dessen ganzen Inhalt umfasst, mit dem Unterschiede gegen früher, dass in dem Masse, als seine festen Theile sich zusammenziehen, die flüssigen in den dadurch freiwerdenden Raum der Höhle übertreten. Ich kann nun nicht annehmen, dass diese Flüssigkeit des Keimbläschens sich ganz plötzlich dem übrigen Dotter assimilire; denn dies widerspräche aller Erfahrung. Dagegen finde ich den befriedigendsten Auf-

* Ich bemerkte schon, dass die Eier erst gegen das Ende der Begattung in den Eileiter treten; und da sie es nach allen bisherigen Beobachtungen einzeln ausführen, so können die zuletzt eingetretenen nur eine kurze Zeit sich in dem Eileiter aufhalten. —

schluss über den fraglichen Vorgang in den Beobachtungen v. Baer's: er sagt, dass das Keimbläschen die Dotteroberfläche durchbreche und dann erst schwinde, dass ein Theil der Flüssigkeit, welche man an befruchteten Eiern zwischen Dotter und Dotterhaut antreffe, von jenem Bläschen herrühren möge, und endlich, dass der helle Fleck oder die Lücke in dem dunklen Felde aus jenem Durchbruche hervorgehe. Es genügt in der That, diesen Mittheilungen die Ergänzung hinzuzufügen, dass nicht das ganze Keimbläschen, sondern bloss seine in der Höhle frei befindliche Flüssigkeit die Dotteroberfläche durchbreche, um einzusehen, wie die Zerstörung der Pigmentschicht eine natürliche Folge von dem Verschwinden der Höhle sei, Beides aber offenbar in der kürzesten Zeit, ich möchte fast sagen, in einem Momente vor sich gehe. Und v. Baer's Vermuthung, dass die aus dem Dotter hervorgetretene Flüssigkeit sich über dessen Fläche ergiessend, dieselbe gewissermassen von der Dotterhaut trenne, findet eine nachdrückliche Unterstützung in meiner schon erwähnten Beobachtung über das verschiedene Verhalten jener Haut vor und nach dem Auftreten des hellen Flecks.

Fassen wir nun alle Erscheinungen am reifen Eie bis zur Befruchtung zusammen, so ergeben sie sich insgesammt als Folgen der Auflösung des Keimbläschens. Es dürfte hier der Gedanke nahe liegen, dass dadurch der ursprünglichen Dottermasse ein neuer Bestandtheil beigemischt, ihre frühere Zusammensetzung also verändert würde. Ich kann aber diese Ansicht nicht theilen. Zuerst mache ich darauf aufmerksam, dass schon in den ganz klaren Follikeln, ganz im Anfange der Eibildung, der Inhalt des Follikels sowohl innerhalb, als ausserhalb des Keimbläschens derselbe ist: in beiden Theilen besteht er aus einer Mischung von Protoplasma mit der von aussen abgesonderten Flüssigkeit, und die durch die Membran des Keimbläschens erzeugte Endosmose sorgt für die volle Ausgleichung, sodass weder das normale Aussehen, noch das Verhalten beider Theile bei der Einwirkung verschiedener Reagentien einen Unterschied erkennen lässt. Erst das Erscheinen der festen Dotterkörperchen ruft eine gewisse Differenz hervor: indem sie von der Oberfläche des Follikels gegen das Centrum vorrücken, aber in das Keimbläschen nicht eindringen können, verändern sie die Konsistenz in seiner Umgebung, also auch die endosmotische Ausgleichung. Früher blähte sich das Keimbläschen auf, weil es fester war, als die Umgebung; nun schrumpft es, weil die umgebende Flüssigkeit dicker wird.* Daher glaube ich, dass die Substanz des Keim-

* Vielleicht ist diese Verdichtung des umgebenden Dotters die Ursache, dass das ver-

bläschens bei seiner Auflösung von der Grundsubstanz des Dotters sich nicht wesentlich unterscheide, dass also die ganze Ausgleichung innerhalb des Follikels bei der Zerstörung der letzten Zellenreste sich weniger auf die Substanzen selbst als auf ihre Form beziehe, und die Dottermasse zu jeder Zeit wesentlich dieselbe bleibe. Eine weitere Frage aber ist die, wie weit die zwei genetisch verschiedenen Bestandtheile des Follikelinhaltes, die Zellenreste und das von aussen eingeführte Sekret, welche sich bereits so frühe zum Dotter mischen, ihrer Beschaffenheit nach sich von einander unterscheiden. Darauf gibt die Entwickelungsgeschichte, wie mir scheint, eine ziemlich ausreichende Antwort: die Zellen, welche das Sekret liefern, und diejenigen, deren Reste sich in den Follikeln auflösen, sind nicht nur ganz gleichartig, sondern auch noch eine kurze Zeit vor der ersten Follikelbildung vollständige Embryonalzellen, d. h. mit derselben Dottermasse gefüllt gewesen, welche sie in den Follikeln neuerdings erzeugen sollen (vgl. den letzten Abschnitt dieses Buchs).

So kann ich denn die Betrachtung des reifen Eies mit dem Ergebnisse schliessen, dass alle seine Veränderungen im Eierstocke und Eileiter nur die unmittelbare Fortsetzung und den Abschluss jenes schon im ersten Anfange der Eibildung eingeleiteten Processes bilden, dessen Bedeutung in der Zerstörung der Zellenreste innerhalb des Ovarialfollikels und in der Herstellung eines Keims beruht, welcher aus einer gleichartigen und in keinem Theile organisirten Masse besteht. —

Ich glaube gestützt auf meine Beobachtungen behaupten zu dürfen, dass keiner meiner Vorgänger bei den Untersuchungen über die Entwickelung des Eies bis zu einfachen Zellen zurückgegangen ist. Freilich wollen Wittich und Waldeyer es gethan haben; aber ihre ununterbrochenen Beobachtungsreihen reichen offenbar nur bis zu jungen Follikeln zurück, welche sie irrthümlicherweise für einfache Zellen hielten. Denn Wittich sah diese zu Eiern bestimmten, sehr grossen „Zellen“ unabhängig von den ursprünglichen, die Geschlechtsdrüsenanlage zusammensetzenden Elementen und zwar in den innern Hohlräumen des Organs neu entstehen, d. h. er bemerkte die Eianlagen erst sehr spät (wann

hältnissmässig leichter gewordene Keimbläschen seine centrale Lage verlässt und nicht an eine beliebige Stelle der Oberfläche, sondern wirklich aufwärts vorrückt.

die Lymphräume bereits vorhanden sind) und hielt sie für neugebildete Zellen, weil er ihre Genese nicht kannte. Damit hängt wohl auch die irrthümliche Angabe über den Ort ihrer Entstehung zusammen. Andererseits fand WALDEYER in Eierstöcken ausgewachsener Frösche Gruppen von kleineren und grösseren ein- und vielkernigen Elementen, welche zuweilen an der Oberfläche des Organs frei zu Tage treten. Darauf hin erklärte er die Gruppen für PFLUEGER'sche Schläuche, die Elemente insgesammt für einfache Zellen, die grössten unter ihnen namentlich für Eizellen. Da nun in embryonalen Organen sowohl das oberflächliche Epithel, von dem die Schläuche hätten ausgehen, als auch ein Bindegewebsstroma fehlt, in welches sie hätten hineinwachsen können, die ursprünglichen Organanlagen vielmehr in ihrer ganzen Masse aus Elementen bestehen, welche der Follikelbildung dienen, so kann auch von jener bei den höhern Wirbelthieren vorkommenden Schlauchbildung bei jungen Batrachiern nicht wohl die Rede sein, auch wenn man von meinen übrigen Beobachtungen absehen wollte. Wie solche oberflächliche Gruppirungen entstehen können, habe ich schon in der Beschreibung angedeutet; für eine abweichende Bildung derselben in erwachsenen Thieren fehlt aber der Beweis. Im übrigen muss ich die vielkernigen Eizellen WALDEYER's für meine vielkernigen Follikel erklären, um so mehr als WALDEYER uns den Aufschluss schuldig blieb, wie jene vielen Kerne entstehen und was aus ihnen werde. Die genannten beiden Forscher stimmen also in der Annahme überein, dass die aus je einer Zelle bestehenden Eianlagen vor dem zugehörigen Follikel vorhanden seien, während ich betonen muss, dass die Follikel zuerst und zwar indifferent für beide Geschlechter entstehen, und erst in verhältnissmässig später Zeit sich entscheiden, ob sie die Bildung von Eiern bewirken oder in die Zusammensetzung eines Hodens eingehen werden. — Noch weniger als den beiden genannten Forschern gelang es den andern, die Entwickelung der Eifollikel auf unzweifelhafte Zellen zurückzuführen.

Ueber die Dotterbildung bestehen zweierlei Angaben: beim Frosche beginnt sie nach v. BAER, CRAMER, CARUS, LEUCKART, THOMSON, WALDEYER einseitig mit dem Dotterkerne, während VOGT bei Alytes obstetricans, v. BAMBECKE bei Pelobates fuscus, ich beim Bombinator igneus und Bufo cinereus kein solches Gebilde, sondern eine koncentrische gleichmässige Ablagerung des Dotters fanden. Worin der Grund dieser Verschiedenheit liegt, ist bis jetzt noch nicht aufgeklärt. — Eine allmähliche Rückbildung des Keimbläschens hat keiner meiner Vorgänger beobachtet; VOGT sah allerdings einen unregelmässigen

Umriss desselben eintreten, vermochte aber dieses Aussehen nicht zu deuten, und THOMSON hält es für unbeständig und von äussern Umständen abhängig. Ueber das endliche Schwinden des Keimbläschens liegen auch keine vollständigen Angaben vor, wie denn auch Niemand bisher das schrumpfende Keimbläschen von seiner in der Höhle befindlichen Flüssigkeit unterschied.* Nach meinen Erfahrungen müsste man die einander durchaus entgegengesetzten Angaben v. BAER's und NEWPORT's kombiniren; Ersterer sah die Flüssigkeit an die Oberfläche treten, hielt sie aber irrthümlicher Weise für das ganze Keimbläschen, welches daher im Dotter eine Höhle zurücklasse, während NEWPORT andererseits dasselbe im Innern des Dotters schwinden sah, aber von dem vorhergehenden Stadium, wann die mit Flüssigkeit gefüllte Höhle noch besteht, nichts wusste. Jene Beobachtung v. BAER's erklärt auch ganz ungezwungen die eigenthümlichen Erscheinungen am oberen Pole, über welche mehre Beschreibungen vorliegen. NEWPORT verfolgte merkwürdigerweise ähnliche Erscheinungen, wie RUSCONI und ich sie in dem hellen Flecke beschrieben, nur an der unteren hellen Hemisphäre, während v. BAMBECKE's ausführliche Beschreibung der Dotterkanälchen wie eine Wiederholung der v. BAER'schen Angaben über den Dotterkanal und die centrale Dotterhöhle erscheint, obgleich v. BAMBECKE dieselben ausdrücklich zurückweist (Nr. 71 S. 64). Jedenfalls habe ich allen Grund, die genannten Erscheinungen mit dem Austritte der Flüssigkeit des Keimbläschens in Verbindung zu bringen, durchaus aber keine Veranlassung, mich der Hypothese v. BAMBECKE's anzuschliessen.

Die Keimflecke bemerkte schon der Entdecker des Keimbläschens im Froscheie, v. BAER**; VOGT, ECKER und LEUCKART kannten offenbar nur die zweite, allmählich sich vermehrende und wachsende Generation derselben, während LEREBOULLET in jüngern Follikeln grössere Keimflecke fand als in älteren, was aber nur aus seinen Abbildungen und Massangaben hervorgeht, ohne dass er es selbst ausgesprochen hätte.*** NEWPORT's Angabe, dass anfangs im Froscheie nur ein Keimfleck vorhanden sei, kann ich an meinem

* v. BAMBECKE hat freilich in der Figur 10 Tafel V seines grösseren Werkes ein geschrumpftes Keimbläschen gezeichnet, welches seine ursprüngliche Höhle nicht mehr ganz ausfüllt. Aber er erklärt diesen Befund aus der Wirkung des zur Erhärtung angewandten Alkohols (Nr. 68. S. 9), der allerdings die natürliche Schrumpfung noch befördert haben muss. —

** Die Benennung „WAGNER'sche Flecke" ist wohl nur daher entstanden, dass die betreffende Bemerkung v. BAER's, wie so manche andere Desselben, unbeachtet blieb.

*** VOGT meldet von einem gleichen Befunde an Hechteiern, während er dasselbe Verhältniss an Froscheiern nicht nachweisen konnte (Nr. 26 S. 16).

Thiere nicht bestätigen*; ebenso wenig seine und CRAMER's Beobachtungen über die Zellenbildung im Keimbläschen. Wenn aus einer Stelle von CRAMER's Abhandlung (Nr. 34 S. 23) hervorgeht, dass er seine Keimflecke an zerdrückten Eiern untersuchte, wenn er ferner ihre Anzahl auf mehrere Hunderte in einem Ei angibt (ebendas.) und doch bemerkt (S. 31), dass viele von ihnen grösser sind als die kleinsten Dotterkugeln eines chagrinartig gefurchten Eies (also mindestens von 45 μ Durchmesser), so darf man wohl die Richtigkeit solcher Angaben bezweifeln. — WAGNER's Irrthum, dass die Keimflecke, nachdem das Keimbläschen zu Grunde gegangen, in dem Dotter erhalten blieben, um in die Entwickelung des befruchteten Eies einzugehen, wurde namentlich von VOGT aufgenommen; ihm schlossen sich CRAMER und ECKER an. Es wäre möglich, dass die Keimflecke etwas länger erhalten blieben, als das Keimbläschen, obgleich ich nach dem Schwunde des letzteren an Durchschnitten niemals auch nur eine Spur derselben entdeckte. Beim Zerdrücken frischer Dotter erscheint freilich eine Menge durchsichtiger Kügelchen in allen Grössen, die man an Durchschnitten nicht sieht, aber dies sind einfache Fetttröpfchen. Dagegen werde ich im nächsten Abschnitte zeigen, dass kurz vor dem Erscheinen der ersten Furche allerdings in der Peripherie des Dotters zahlreiche kleine Körperchen auftreten, die aber mit der Embryonalentwickelung so wenig zu thun haben, als die Keimflecke; wenn man nun überlegt, dass die zuletzt genannten Forscher die Keimbläschen im Eierstocke und bereits befruchtete Eier kurz vor der Furchung kannten und untersuchten, nicht aber die Zustände des Eies in der Zwischenzeit (Nr. 34 S. 24. Nr. 26 S. 6—8), so wird man den Irrthum von der Persistenz der Keimflecke erklärlich finden.

Ueber das Follikelepithel bemerke ich noch, dass CRAMER es zuerst beschrieben, THOMSON aber dasselbe nur in dem durch Wasser veränderten Zustande beobachtet hat. Den hierher gehörigen Irrthum LEREBOULLET's, welcher die Epithelzellen in den Dotter verlegte, hat bereits WALDEYER nachgewiesen (Nr. 66 S. 75); die eigentlichen Urheber jener Ansicht sind aber PRÉVOST und LEBERT. —

Wenn nun aus der voranstehenden Vergleichung hervorgeht, dass ich gerade in den wichtigsten Beobachtungen über die Eibildung bei den Batra-

* WITTICH bemerkte in sehr jungen Froscheiern einen verhältnissmässig sehr grossen Keimfleck unter den vielen kleineren (Nr. 85); offenbar war dies der letzte von der ersten Generation zurückgebliebene.

chiern meinen Vorgängern widersprechen muss, so dürfte es sich von selbst verstehen, dass ich ihnen in ihrer allgemeineren Auffassung der betreffenden Entwickelungsvorgänge und in ihrer Deutung des Eies nicht folgen kann. — Seit SCHWANN's bahnbrechender Arbeit gilt das thierische Ei ganz allgemein für eine Zellenbildung einfacher oder zusammengesetzter Art; die Einen suchten dies mehr durch Analogien und durch allgemeine Gründe, die Andern aus der Entwickelungsgeschichte der Eier zu erweisen. Ich kann mich aber darauf nicht einlassen, auch nur die Darstellungen, welche das Batrachierei betreffen, alle einzeln zu prüfen; denn weder liegen denselben in allen Fällen selbstständige Untersuchungen über die Entstehung des Eies zu Grunde, noch hat überhaupt ein Forscher bis jetzt, wie ich gezeigt habe, die ersten Anfänge der Follikelbildung wirklich gesehen. Auffassungen, wie diejenigen REICHERT's, VOGT's und NEWPORT's können eben nur als willkürliche bezeichnet werden, um so mehr, als jene Forscher selbst eine Bestätigung derselben einer künftigen Aufklärung über die Entstehung des Eies anheimstellen (vgl. REICHERT, Bericht über die Fortschritte der mikroskopischen Anatomie für das Jahr 1841 in MÜLLER's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1842 S. CCLIV; Nr. 26 S. 18). Es sei mir daher gestattet, hier nur drei Arbeiten hervorzuheben, in denen die vorgetragenen Ansichten aus der Entwickelung des Ovarialeies zu begründen gesucht werden. — So wie WITTICH die Entwickelung der Batrachiereier darstellt, unterliegt es keinem Zweifel, dass er das Ei für eine einfache Zelle hält, welche sich von ihrem frühesten Zustande und den umgebenden Zellen nur durch die Umbildung ihrer Substanz, durch die später hinzukommende äussere Hülle (Dotterhaut) und durch ihr enormes Wachsthum unterscheidet. Hinsichtlich des jungen Vogeleies gibt WITTICH diese Auffassung mit aller wünschenswerthen Klarheit und Deutlichkeit kund (Nr. 85 S. 119). — LEUCKART zieht denselben Schluss aus einer durchaus abweichenden Darstellung des Entwickelungsganges (Nr. 38 S. 815—818). Er sieht in dem letzteren denselben Typus, „nach dem die sogenannten Umhüllungskugeln in Zellen sich verwandeln" (S. 817); denn zuerst erscheine das Keimbläschen als Zellenkern, dann um denselben herum der Dotter als Zelleninhalt und zuletzt die Dotterhaut als die umhüllende Zellenmembran. — Aber die Vogeleier erregten allmählich so starke Zweifel an der bezeichneten Auffassung, dass endlich in der neuesten Zeit WALDEYER versuchte, die Eier der sämmtlichen Wirbelthiere als zusammengesetzte Bildungen hinzustellen, in denen nur ein Theil einer wirklichen Zelle entspräche. Seine Vorstellung über den allgemeinen

Bildungstypus der Eier ist ohngefähr folgende. Einzelne der für die Keimdrüsen bestimmten Zellen (Keimepithel) wachsen ganz besonders aus (Eizellen) und indem sich eine mit Epithel gefütterte Kapsel um jede derselben herumbildet, wird sie zum „Primordialei", welches „vollkommen einer ächten einfachen Zelle mit Protoplasma, Kern und Kernkörperchen entspricht" (Nr. 66 S. 83); für das Protoplasma des Primordialeies adoptirt Waldeyer die von His eingeführte Bezeichnung „Hauptdotter." An diesen, den Eizellenkern oder das Keimbläschen einschliessenden Hauptdotter lagere sich die Hauptmasse der Dottersubstanz als „Nebendotter" an, worauf die Dotterhaut das Ganze ein- und abschliesse. Diese neuen Theile, Nebendotter und Dotterhaut seien „accessorische", welche durch Apposition dem Primordialei zugesellt, demselben den einfachen Zellencharakter nehmen (S. 82. 83). Wenn auch bei den Batrachiereiern „eine Abgrenzung des ursprünglichen Protoplasmas der Eizelle gegen die später hinzutretenden Dotterelemente nicht gut möglich" sei, so müsse dieser Unterschied doch genetisch angenommen werden (S. 76).

Da ich die Beobachtungen, von denen diese drei Darstellungen ausgehen, auf Grund meiner eigenen Untersuchungen bereits als unrichtige bezeichnete, werde ich die weitere Beweisführung im einzelnen nicht zu widerlegen suchen. Wichtiger scheint es mir, darauf aufmerksam zu machen, dass die genannten Darstellungen trotz der verschiedenen Ausgangspunkte wesentlich zu demselben Schlusse kommen: das Ei sei entweder im ganzen oder zum Theil eine Zelle, also organisirt. Denn ich glaube, dass dieses gemeinsame Resultat kein zufälliges, sondern aus der nun einmal allgemein herrschenden Anschauung hervorgegangen ist, dass die thierische Fortpflanzung auf einer ununterbrochen fortlaufenden Kontinuität des organischen Lebens beruhen müsse. Dass aber eine, wie ich glaube, unbefangene Deutung meiner Beobachtungen zu einer ganz anderen Auffassung über die Eibildung führe, will ich im Folgenden zu erweisen suchen. Freilich rede ich nur vom Eie des Bombinator igneus; da ich aber auf die Zuverlässigkeit meiner Untersuchungen im Allgemeinen glaube vertrauen zu dürfen und über die Beobachtung hinaus zu keinen weiteren Annahmen mich gezwungen sehe, so dürfte auch eine so einseitige Behandlung des Gegenstandes Veranlassung geben, meine Angaben und Ansichten auch an anderen Thieren zu prüfen und vielleicht zu verallgemeinern. —

Zu welchem Theile der embryonalen Grundlagen die Geschlechtsdrüsen gehören, kann ich, wie gesagt, erst in einem spätern Abschnitte auseinandersetzen; hier bemerke ich nur, dass die keimerzeugenden Elemente (Keimzellen)

unmittelbar aus den Embryonalzellen, den ersten organisirten Theilen des sich entwickelnden Organismus hervorgehen. Diese Keimzellen erscheinen zuerst als eine indifferente Anlage; bald aber überwiegt die Ernährung an einzelnen Punkten, sodass die daselbst gelegenen Zellen zunächst wohl nur durch ihr Wachsthum sich vor den andern auszeichnen. Diese erste Veränderung wirkt nothwendig auf die Umgebung, es beginnen an jenen Stellen ganze Zellengruppen von der übrigen Masse sich abzusondern; im Innern der Gruppen sammelt sich überschüssige Flüssigkeit in den Zellen an, wogegen die Zellen an der Oberfläche sich einer fortdauernden Sekretion anpassen; endlich gehen jene centralen Zellen unter dem Andrange der zunehmenden Flüssigkeit zu Grunde, indem zuerst ihre Form zerstört wird (Verschmelzung), dann ihr Protoplasma und zuletzt ihre resistenteren Kerne (Keimbläschen) sich jener Flüssigkeit assimiliren. Unterdessen dauert die Thätigkeit der äusseren secernirenden Zellen fort, indem sich eine Bindegewebskapsel mit zuführenden Gefässen um dieselben lagert und die Absonderung regelt und vermehrt. So entstehen die vollständigen Follikel und wenn man zunächst davon absieht, wozu sie bestimmt sind, so lässt sich nicht läugnen, dass sie nach ihrer Entwickelung, ihrer Form und Thätigkeit durchaus mit einfachen Drüsen übereinstimmen. Denn die Haut-, Schleim- und Speicheldrüsen entstehen, wie ich es selbst an verschiedenen Wirbelthieren habe verfolgen können, in der Art, dass die inneren (centralen oder axialen) Zellen einer noch indifferenten Zellenmasse zerfallen, während die äusseren zu secerniren anfangen, worauf eine bindegewebige Gefässschicht das Ganze einkapselt. Solche Drüsen erhalten aber unter normalen Umständen offene Mündungen, durch welche das mit den aufgelösten Zellen gemengte Sekret beständig abgeführt wird, während die vollständig geschlossenen Eifollikel, ähnlich wie gewisse abnorm verschlossene Drüsen, zu ihrer Anfüllung eine längere Zeit bedürfen, ehe sie den angesammelten Inhalt entleeren. Dieser besteht nun ebenso wie in den anderen Drüsen wesentlich aus dem Sekrete der Follikelwand, welches allmählich sich zur Dottermasse ausbildet, und in dem die noch übrigen Zellenreste sich vollständig auflösen, sodass endlich jede Spur eines organisirten Theiles verloren geht. Diese unbedeutende und nach dem Stoffe, wie ich gezeigt habe, der abgesonderten Flüssigkeit verwandte Beimischung beeinträchtigt aber den Charakter derselben ebenso wenig wie die stets vorhandenen Zellenreste in anderen Drüsen. Das Ei als Drüsensekret der Eierstocksfollikel aufgefasst, hat daher vor anderen ähnlichen Bildungen nur das voraus, dass die bei ihnen allen wesentlich gleichen Entwickelungsvorgänge in einer

gewissen Ordnung verlaufen. So bestehen Ansammlung und Entleerung des Dotters nicht dauernd gleichzeitig, sondern der Abschluss des Wachsthums führt erst die Entleerung herbei; die Zerstörung der Zellen hat stets die Verschmelzung der Kerne zum Keimbläschen zur Folge, und auch dessen schliessliche Auflösung bedingt eine bestimmte Veränderung im Eie, nämlich die Abhebung der Dotterhaut, welche ohne seinen eben bezeichneten Charakter zu ändern, dennoch gerade den eigenthümlichen Zustand hervorruft, aus dem heraus sich ein Leben entwickeln kann. — So sehr nun diese Fähigkeit des reifen Eies selbst a priori die Vorstellung provociren musste, dass es desshalb auch aus lebendigen Theilen unmittelbar hervorging, so zwingt uns doch die voranstehende Betrachtung jene Vorstellung aufzugeben. Das Ei entsteht weder aus einer noch aus mehreren Zellen, sondern dieselben sind nur gewissermassen die Veranlassung zur Eibildung; sie wachsen nicht durch eine Nahrungsaufnahme zum ganzen Eie oder zum wichtigsten Theile desselben aus (Hauptdotter), sondern werden vielmehr in dem von aussen gelieferten Sekrete, der Dottermasse, aufgelöst, gleichsam von ihr verzehrt. Es lässt sich also die Unterscheidung eines Haupt- und eines Nebendotters auch nicht einmal in der Vorstellung durchführen.

Ich bin aber allerdings nicht der Ansicht, dass die Zellennatur dem Eie bloss desshalb abgesprochen werden müsse, weil es nicht unmittelbar aus einer oder mehren Zellen hervorgehe; es könnte trotzdem, da das Leben in ihm unzweifelhaft einmal entsteht, die betreffende Organisation schon vor dem Beginn der Embryonalentwickelung, schon innerhalb des Eierstockes gewonnen haben und wenn nicht durch seinen Ursprung, so doch durch sein späteres Verhalten den Namen eines Elementarorganismus, einer Zelle verdienen. Bei der Diskussion dieser Frage muss man sich nur vor dem sehr gewöhnlichen Fehler hüten, den Nachweis der Zellennatur einfach schon in der Anwesenheit der Formbestandtheile einer Zelle zu finden. Indem ich mir vorbehalte, auf diesen Gegenstand im nächsten Abschnitte näher einzugehen, hebe ich hier nur ganz kurz diejenigen Merkmale hervor, welche für die Bestätigung des einfachsten Lebens, wie in der uns vorliegenden Frage, allein maassgebend sein dürfen.

Die Zellen sind die kleinsten lebendigen Elemente, aus denen sich der Organismus aufbaut und zusammensetzt; unter „Leben" versteht man aber die nur den organisirten Einzelwesen eigenthümlichen Aeusserungen und Wirkungen, welche alle in der Selbsterhaltung des Individuums wurzeln. Diese

Selbsterhaltung verlangt, dass von aussen an dasselbe herantretende Einflüsse in solche Wirkungen übergeführt werden, welche seinen Bestand nicht beeinträchtigen. Wenn auch selbstverständlich nicht alle äusseren Einwirkungen vom Individuum paralysirt werden können, so ist es andererseits klar, dass es nur unter günstigen Bedingungen entstehen konnte und alsdann auch unter denselben weiter bestehen kann. Diese Bedingungen sind im Wesentlichen der Aufenthalt des Individuums in solchen Medien, welche beim Eindringen in dasselbe von ihm assimilirt werden können. Diese Assimilation oder Ernährung muss dann auch die Ausfälle und Verluste, welche es durch andere Einwirkungen erlitt, decken und so entsteht das Spiel von Einnahmen und Ausgaben, welches man den Stoffwechsel nennt. Dieser, das Mittel der Selbsterhaltung, ist die Grundbedingung aller Lebenserscheinungen, der Bewegung, des organischen Wachsthums, der Entwickelung und Fortpflanzung; und so muss das Leben eines zweifelhaften Elementarorganismus, wenn alle sicheren Analogien fehlen, kraft deren wir sonst auf die blosse Formerscheinung hin unser Urtheil abgeben*, aus jenen Merkmalen, oder wenn es überhaupt möglich ist, aus der Wahrnehmung des Stoffwechsels selbst erwiesen werden, wenn man jenem Gebilde das Prädikat einer Zelle zuerkennen soll. Im vorliegenden Falle brauchen wir auf die vielfachen Schwierigkeiten, denen eine genaue Unterscheidung jener Lebenserscheinungen von den ähnlichen rein physikalischen häufig begegnet, gar nicht einzugehen; denn es bietet sich uns hier eine Entscheidung gerade in dem vollständigen Mangel jener Erscheinungen. Verfolgt man das Ei auf seinem ganzen Bildungsgange bis zur Befruchtung, so könnte für unseren Zweck allenfalls nur sein Wachsthum in Frage kommen. Dass aber dieses nur eine Grössenzunahme durch äussere Anlagerung neuen Stoffes ist, lässt sich wohl am untrüglichsten daraus entnehmen, dass die flüssige Dottermasse zu keiner Zeit bis zum Aufhören der Vergrösserung eine Selbstständigkeit der Form, eine fixe Grenze besitzt: sie wird nur mechanisch vom Follikel und der Dotterhaut zusammengehalten, und innerhalb der letzteren erst nach der Befruchtung selbstständig. Ja, man könnte schon bloss aus jenem Mangel einer bestimmten Begrenzung folgerichtig auf denjenigen einer individuellen Existenz schliessen. — Wie sehr aber der ganze

* Selbstverständlich geschieht dies in den bei weitem meisten Fällen mit vollem Recht, welches aber überall da, wo die Analogie nicht ganz klar, und die Entscheidung von weittragender Bedeutung ist, die strengere Forderung nicht ausschliessen kann.

Bestand des Eierstockseies nur eine Folge der Drüsenthätigkeit und von ihr abhängig ist, ersieht man aus folgenden Beobachtungen. Sowie die Sekretion und damit die Massenzunahme des Dotters im reifen Follikel aufhört, beginnt in den Fällen, wo eine Ablösung der reifen Eier nicht mehr erfolgt, die Rückbildung derselben, was man nach der Brutperiode, also beim Bombinator igneus zu Ende des Sommers in allen geschlechtsreifen Eierstöcken erkennen kann. Man kann also sagen, ein solches Ei gehe zu Grunde, sobald es durch das Aufhören der Stoffablagerung erst die Möglichkeit einer Selbsterhaltung gewonnen. Seine Fähigkeit aber, ein Leben neu zu erzeugen, kann es erst bethätigen, wenn es, den ursprünglichen Verhältnissen entzogen, in völlig veränderte, ihm fremde versetzt und noch einer besonderen Einwirkung, der Befruchtung unterworfen worden.

So glaube ich ausreichende Belege geliefert zu haben für den Satz meiner vorläufigen Mittheilung (Nr. 69), dass *das befruchtungsfähige Ei des Bombinator igneus weder im Ganzen, noch zum Theil, weder nach der Entstehung, noch nach der fertigen Erscheinung eine Zelle, sondern bloss eine wesentlich homogene, in eine äusserlich angebildete Hülle eingeschlossene organische Masse ist.*

Ich habe bisher allerdings noch nicht selbst untersuchen können, wie weit dieses Ergebniss, welches sich so wesentlich von allen bisherigen Anschauungen über die Natur des Eies unterscheidet, auch für andere Wirbelthierklassen Geltung finde. Immerhin sehe ich einen günstigen Umstand für die Verallgemeinerung meiner Ansicht darin, dass diejenigen neuesten Beobachtungen über die Eibildung der Amnioten, welche auf einer eingehenden Entwickelungsgeschichte des Eierstocks fussend, sich gegenwärtig der allgemeinsten Anerkennung erfreuen, im Grunde genommen vielleicht noch leichter für meine, als für eine entgegengesetzte Auffassung ausgebeutet werden können. — Wenn wir unter den Resultaten, welche Waldeyer in seiner ausgezeichneten und umfassenden Arbeit niedergelegt hat, die eigentlichen unmittelbaren Beobachtungen ausscheiden und zunächst allein kurz zusammenfassen, so ergibt sich Folgendes. 1. Die ersten Anlagen der Follikel bestehen sowohl bei Vögeln wie bei Säugern in Zellengruppen, welche von einem Abschnitte des Bauchhöhlenepithels abstammen; nachdem dieselben durch Bindegewebe eingekapselt, sondern sich je eine oder einige centrale Zellen (Primordialeier) durch überwiegendes Wachsthum von der sie umschliessenden peripherischen Zellenlage (Follikelepithel) ab. Soweit stimmen die Amnioten mit den Batrachiern vollständig überein. Wenn

bei den ersteren die anfängliche Mehrheit der Primordialeier oder ihrer Kerne (Keimbläschen) später ebenfalls schwindet, so lässt sich dies mit Rücksicht auf meine bezüglichen Mittheilungen von den Batrachiern ebenso gut auf eine nachträgliche Verschmelzung jener Theile, als auf eine Theilung der jüngsten Follikel beziehen; alsdann wäre aber die Lebenseinheit, der Zellencharakter des Verschmelzungsproduktes schon nicht mehr über jeden Zweifel erhaben. 2. Die andauernde Zunahme des Follikelinhaltes soll durch direkte Ablagerung von Seiten des Follikelepithels stattfinden; da ein solcher Vorgang mit einem organischen Wachsthume des Primordialeies, einer Zelle, unvereinbar ist, so ist jene von aussen her angelagerte Masse (Nebendotter) als ausserhalb jener Zelle gelegenes, nicht lebendiges Gebilde aufzufassen. 3. Nun besteht aber zu keiner Zeit, in keinem Wirbelthiere, eine scharfe Grenze zwischen dem ursprünglich zelligen und dem nicht organisirten Bestandtheile des Follikelinhalts; die Substanzen beider gehen vielmehr kontinuirlich in einander über. Endlich schwindet in allen Wirbelthiereiern der einzige unzweifelhafte Zellenrest, das Keimbläschen, durch Atrophie und unter theilweiser oder vollständiger Elimination seiner Masse aus der Dottermasse, dem eigentlichen Eie. — Auf Grund dieser Beobachtungen halte ich es gar nicht für möglich das Fortbestehen der Zellenindividuen, welche die Eibildung einleiteten, der sogenannten Primordialeier, über die allererste Zeit der Follikelbildung hinaus und gar bis zur Befruchtung anzunehmen. Ich wenigstens kann mir einen Organismus, der keine bestimmte Begrenzung hat, sogar kontinuirlich in eine leblose und zwar vollständig gleichartige Masse übergeht, also eine Individualität überhaupt nicht besitzt, gar nicht vorstellen; denn wie hätte man sich es zu denken, dass eine jede seiner Lebensäusserungen, Bewegung, organisches Wachsthum oder gar die Grundlage aller, der Stoffwechsel, an seiner idealen Grenze als solche aufhörten, um bei ihrer Fortsetzung in dem kontinuirlich sich anschliessenden Nebendotter zu blossen physikalischen Vorgängen zu werden? Andererseits wüsste ich kein Merkmal jenes ideal konstruirten Hauptdotters zu nennen, welches ihn als Zelle vor dem unorganisirten Nebendotter auszeichnete, namentlich nicht nach dem Schwunde des Keimbläschens; und doch ist es klar, dass gerade die direkte Abstammung des letzteren von einem oder mehreren Zellenkernen eigentlich die einzige greifbare Thatsache ist, welche für jene Unterscheidung herangezogen werden könnte.

Aber diese selben Beobachtungen Waldeyers über die Eibildung bei den Amnioten, welche ich im Allgemeinen gern anerkenne, aber für durchaus unge-

eignet halte, die Theorie eines zelligen Hauptdotters gegenüber dem unorganisirten Nebendotter zu unterstützen, — diese Beobachtungen scheinen mir dagegen mit den Anschauungen, welche ich aus der Entwickelungsgeschichte der Batrachiereier gewann, durchaus vereinbar zu sein. In beiden Abtheilungen bilden Zellengruppen von gleichem Ursprunge die Follikelanlagen, und zwar ihre peripherischen Elemente das Follikelepithel, die vergrösserten centralen Zellen den ursprünglichen Follikelinhalt. In beiden Abtheilungen tritt ferner eine Stoffablagerung, Sekretion der Follikelwand auf, in Folge welcher jener zellige Follikelinhalt seine Selbstständigkeit verliert, indem zuerst die Zellenleiber, später auch die Kerne (Keimbläschen) aufgelöst und jenem Stoffe assimilirt werden. So ergibt sich als der schliessliche Follikelinhalt in jenen beiden Abtheilungen der Wirbelthiere eine relativ homogene, durchweg unorganisirte Masse, der einfache Dotter, dessen spätere Differenzirungen mit den zelligen Urhebern seiner Bildung in gar keinem unmittelbaren Zusammenhange stehen. —

II. Die Dottertheilung.

Ich habe gezeigt, dass die eigenthümlichen Erscheinungen am oberen Pole der Batrachiereier, welche oft nach der Befruchtung beobachtet werden, ihrem Wesen nach nicht zu der durch die Befruchtung hervorgerufenen Embryonalentwickelung gehören, sondern von jener unabhängig verlaufen als der Abschluss der Vorbereitung, durch welche die Dottermasse zum befruchtungsfähigen Keime wird. Die erste und einzig nachweisbare Wirkung der Befruchtung ist die Einleitung zur Bildung jener Elemente, aus denen der werdende Organismus sich aufbauen soll, und die Untersuchung dieser Bildung wird also den ausschliesslichen Inhalt dieses Abschnitts ausmachen. —

Historische Uebersicht der bisherigen Untersuchungen.

Obgleich Spallanzani unzweifelhaft zuerst die Furchen auf Batrachiereiern sah (Nr. 1 S. 39), so gelten doch Prévost und Dumas, weil sie den Vorgang der „Furchung" zuerst ausführlicher beschreiben, für die Entdecker desselben. Ihre Darstellung ist folgende. An befruchteten Froscheiern bildet sich alsbald eine flache Furche, welche von der Narbe* oder doch in ihrer Nähe ausgeht; sie verlängert sich beiderseits gegen die helle Hemisphäre und vertieft sich zusehends, während an ihren Wänden parallele Fältchen entstehen, die vom Grunde aufwärts verlaufen (Nr. 2 S. 110). Diese schwinden darauf bis auf zwei, in der Mitte der Furche einander gegenüberliegende, welche sich zu einer zweiten, die erste rechtwinklig schneidenden Furche ausbilden. Ist die braune Hemisphäre so in vier Segmente getheilt, so entsteht eine dritte

* Vgl. den im vorigen Abschnitte gegebenen Auszug aus derselben Abhandlung. —

äquatoriale Furche, ohngefähr an der Grenze beider Hemisphären. Während darauf Furchen, welche den ersten parallel verlaufen, das braune Feld weiter theilen, setzen sich diese auf die helle Dotterhälfte fort und schliessen sich in grössten Kreisen (S. 111). Im weiteren Verlaufe erscheinen im dunklen Felde ausser den parallelen Furchen auch solche in grössten Kreisen, sodass nach einigen Stunden das Ei eine Himbeerform erlangt (S. 112); im hellen Felde treten die Theilungen um zwei Stunden später auf. Später wird das Aussehen chagrinartig; dann schwinden die Furchen und das Ei erscheint punktirt, endlich kehrt die ursprüngliche Glätte und gleichmässige Färbung wieder, während die Narbe noch als undeutlicher Fleck bestehen bleibt (S. 113).

Rusconi bemerkt schon in seinem: Développement de la Grenouille commune S. 22, dass der Furchung eine entsprechende Theilung des Dotters folge, sodass derselbe endlich in eine grosse Menge kleinster Theilchen zerfalle, welche die Elemente für die einzelnen Körpertheile des sich entwickelnden Thieres bilden. Genauer bespricht Rusconi die Vorgänge bei der Dottertheilung in seinem letzten Werke und in seinem zweiten Briefe an E. H. Weber (Nr. 16). An der Stelle, wo der helle Fleck verschwand, entstehe unter der Dotterhaut ein leerer Raum, indem der Dotter in Gestalt einer seichten Furche einsinkt. In dem Masse, als diese Furche an Ausdehnung und Tiefe gewinne, senke sich die Dotterhaut in dieselbe hinein, ähnlich wie bei der Anwendung der Schröpfköpfe die Haut in den leeren Raum hineingezogen würde (Nr. 39 S. 29). Diese erste Furche, welche allmählich von der oberen Hemisphäre zur unteren fortschreite, sei oben tief, werde nach unten zu immer flacher und am unteren Pole ganz seicht (Nr. 16 S. 216). Die an die Furchung sich anschliessende eigentliche Theilung hänge aber offenbar von einer inneren Entwickelung ab, denn die Theilstücke seien im Innern hohl (Nr. 39 S. 29. Nr. 16 S. 218).

Unter den Nachfolgern von Prévost und Dumas* hat jedenfalls v. Baer die eingehendste Darstellung der Dottertheilung oder des sogenannten Furchungsprocesses geliefert. Nachdem er angeführt, dass die erste (Meridian-) Furche vom oberen Pole ausgehend allmählich in das helle Feld übergreift und ihre beiden Schenkel sich daselbst erreichen, fährt er folgendermassen fort. „Der

* Huschke (Nr. 4 S. 614) und Baumgärtner (Nr 12 S. 28) glaube ich hier übergehen zu dürfen, da sie selbst ihre Beobachtungen als übereinstimmend mit denjenigen von Prévost und Dumas bezeichnen.

II. Die Dottertheilung.

Ich habe gezeigt, dass die eigenthümlichen Erscheinungen am oberen Pole der Batrachiereier, welche oft nach der Befruchtung beobachtet werden, ihrem Wesen nach nicht zu der durch die Befruchtung hervorgerufenen Embryonalentwickelung gehören, sondern von jener unabhängig verlaufen als der Abschluss der Vorbereitung, durch welche die Dottermasse zum befruchtungsfähigen Keime wird. Die erste und einzig nachweisbare Wirkung der Befruchtung ist die Einleitung zur Bildung jener Elemente, aus denen der werdende Organismus sich aufbauen soll, und die Untersuchung dieser Bildung wird also den ausschliesslichen Inhalt dieses Abschnitts ausmachen. —

Historische Uebersicht der bisherigen Untersuchungen.

Obgleich Spallanzani unzweifelhaft zuerst die Furchen auf Batrachiereiern sah (Nr. 1 S. 39), so gelten doch Prévost und Dumas, weil sie den Vorgang der „Furchung" zuerst ausführlicher beschreiben, für die Entdecker desselben. Ihre Darstellung ist folgende. An befruchteten Froscheiern bildet sich alsbald eine flache Furche, welche von der Narbe* oder doch in ihrer Nähe ausgeht; sie verlängert sich beiderseits gegen die helle Hemisphäre und vertieft sich zusehends, während an ihren Wänden parallele Fältchen entstehen, die vom Grunde aufwärts verlaufen (Nr. 2 S. 110). Diese schwinden darauf bis auf zwei, in der Mitte der Furche einander gegenüberliegende, welche sich zu einer zweiten, die erste rechtwinklig schneidenden Furche ausbilden. Ist die braune Hemisphäre so in vier Segmente getheilt, so entsteht eine dritte

* Vgl. den im vorigen Abschnitte gegebenen Auszug aus derselben Abhandlung. —

äquatoriale Furche, ohngefähr an der Grenze beider Hemisphären. Während darauf Furchen, welche den ersten parallel verlaufen, das braune Feld weiter theilen, setzen sich diese auf die helle Dotterhälfte fort und schliessen sich in grössten Kreisen (S. 111). Im weiteren Verlaufe erscheinen im dunklen Felde ausser den parallelen Furchen auch solche in grössten Kreisen, sodass nach einigen Stunden das Ei eine Himbeerform erlangt (S. 112); im hellen Felde treten die Theilungen um zwei Stunden später auf. Später wird das Aussehen chagrinartig; dann schwinden die Furchen und das Ei erscheint punktirt, endlich kehrt die ursprüngliche Glätte und gleichmässige Färbung wieder, während die Narbe noch als undeutlicher Fleck bestehen bleibt (S. 113).

Rusconi bemerkt schon in seinem: Développement de la Grenouille commune S. 22, dass der Furchung eine entsprechende Theilung des Dotters folge, sodass derselbe endlich in eine grosse Menge kleinster Theilchen zerfalle, welche die Elemente für die einzelnen Körpertheile des sich entwickelnden Thieres bilden. Genauer bespricht Rusconi die Vorgänge bei der Dottertheilung in seinem letzten Werke und in seinem zweiten Briefe an E. H. Weber (Nr. 16). An der Stelle, wo der helle Fleck verschwand, entstehe unter der Dotterhaut ein leerer Raum, indem der Dotter in Gestalt einer seichten Furche einsinkt. In dem Masse, als diese Furche an Ausdehnung und Tiefe gewinne, senke sich die Dotterhaut in dieselbe hinein, ähnlich wie bei der Anwendung der Schröpfköpfe die Haut in den leeren Raum hineingezogen würde (Nr. 39 S. 29). Diese erste Furche, welche allmählich von der oberen Hemisphäre zur unteren fortschreite, sei oben tief, werde nach unten zu immer flacher und am unteren Pole ganz seicht (Nr. 16 S. 216). Die an die Furchung sich anschliessende eigentliche Theilung hänge aber offenbar von einer inneren Entwickelung ab, denn die Theilstücke seien im Innern hohl (Nr. 39 S. 29. Nr. 16 S. 218).

Unter den Nachfolgern von Prévost und Dumas* hat jedenfalls v. Baer die eingehendste Darstellung der Dottertheilung oder des sogenannten Furchungsprocesses geliefert. Nachdem er angeführt, dass die erste (Meridian-) Furche vom oberen Pole ausgehend allmählich in das helle Feld übergreift und ihre beiden Schenkel sich daselbst erreichen, fährt er folgendermassen fort. „Der

* Huschke (Nr. 4 S. 614) und Baumgärtner (Nr 12 S. 28) glaube ich hier übergehen zu dürfen, da sie selbst ihre Beobachtungen als übereinstimmend mit denjenigen von Prévost und Dumas bezeichnen.

Fortschritt erfolgt nicht ganz continuirlich, sondern ein wenig absatzweise und zugleich so, als ob eine Schwierigkeit zu überwinden wäre. Man sieht nämlich die Furche so sich verlängern, dass die Dottermasse nach beiden Seiten auseinander weicht, indem zugleich die Wände der in der Bildung begriffenen Furche zarte, bald vorübergehende Falten werfen, zuweilen auch ein leises, doch deutlich bemerkbares Zittern durch die angränzende Dottermasse fährt. Man sieht schon hieraus, dass die Dottermasse nicht gleichsam durch ein unsichtbares Instrument ausgefurcht wird, sondern dass sie durch einen lebendigen Akt von einander reisst. Die trennende Kraft wirkt auch nicht bloss in der Oberfläche, sondern durch die ganze Dotterkugel, denn nach Beendigung der Meridianfurche ist die Queraxe des Eies bedeutend grösser als die Höhenaxe; beide verhalten sich wie 6 : 5 und ohne Zweifel würde die seitliche Verlängerung noch bedeutender sein, wenn nicht die ziemlich feste Dotterhaut zu wenig nachgäbe. Damit stimmt es auch, dass die Eier der Salamander, die schon ursprünglich länglich sind, durch die erste Meridianfurche so tief getheilt werden, dass zwei wenig zusammenhängende Ellipsoiden neben einander zu liegen kommen. Dass die Furchen nicht ausgegraben werden, auch nicht unmittelbar und vorherrschend durch eine Tendenz der Oberfläche, sich einzufalten, entstehen, ist daraus erkenntlich, dass jeder Theil einer Furche bald nach seiner Entstehung am breitesten ist, nachher aber, wenn an einer anderen Stelle die Furche breiter wird, wieder zusammengeschoben wird" (Nr. 14 S. 486. 487). „Der aufmerksame Beobachter hat also durchaus die Ansicht, als ob eine lebendige Kugel sich in zwei Hemisphären theilen wollte, dabei aber die Zähigkeit der eigenen Masse und den Widerstand der Dotterhaut zu überwinden hätte. Das Wesen dieses ersten Moments der Metamorphosen besteht also darin, dass die Dotterkugel sich in zwei Hemisphären zu theilen beginnt, oder noch richtiger in zwei Kugeln, die aber aneinander gedrückt bleiben" (S. 487). Darnach falte sich der schwarze Ueberzug wirklich ein, zerreisse aber in einer gewissen Tiefe. Wenn die Furche aussen vollendet ist, gehe die völlige Trennung im Innern fort (S. 488). Aehnlich entstehen die folgenden Furchen, welche aber nicht nur von aussen, sondern auch vom innern Kanale der oberen Halbkugel ausgehen (S. 489. 500). Die Furche jedes einzelnen Dotterstücks ist selbstständig, braucht also nicht kontinuirlich in die korrespondirenden Furchen der angrenzenden Dotterstücke sich fortzusetzen (S. 488. 498). Da die Furchung in der hellen Halbkugel langsamer vor sich geht und die Aequatorialfurche dem oberen Pole näher liegt, als dem unteren, so ist es natürlich, dass die

hellen Theilungsmassen stets grösser bleiben als die dunkeln (S. 491). Durch geringe Verschiebungen der sich abrundenden Massen geht die frühere Regelmässigkeit verloren und v. Baer unterscheidet alsdann an dem sich immer weiter zerklüftenden Dotter die Brombeerform, die Himbeerform, die Chagrin- und Sandsteinform. Darnach würde die Dotterkugel durch die fortgesetzte Theilung wieder zu einem Ganzen, indem die elementar gewordenen Körnchen durch ein verhältnissmässig zähes Bindemittel zusammengehalten werden (S. 496). Da die Dotterkugel während der Zertheilung „an Umfang zunimmt und wenn sie wieder glatt erscheint, sehr merklich grösser ist, als sie vorher war“, so folgert v. Baer daraus, dass sie fortwährend Stoff von aussen durch das Eiweiss aufnehme (S. 504). Endlich fasst er das Gesetz des ganzen Processes dahin zusammen, dass das Keimloch (die Mündung des Kanals) der bestimmende Ausgangspunkt und der Kanal die bestimmende Axe für alle Theilungen seien, wesshalb dieselben von aussen nach innen gingen (S. 501. 502); und das Resultat dieses ersten Entwickelungsvorganges sieht v. Baer darin, dass die Selbsttheilungen so lange fortgesetzt würden, „bis die zahllosen neuen Individualitäten unendlich wenig Bedeutung haben und nur als Elementartheile eines neuen Individuums erscheinen; — durch einen lebendigen Vorgang wird das frühere Individuum aufgelöst, ohne es ganz zu zerstören, und ein neues aus den Trümmern desselben gewonnen“ (S. 504).

Bergmann betrachtete zuerst die Dottertheilung vom Gesichtspunkte der Zellenlehre aus. Er fand, dass der anfangs halbflüssige Dotter während der Theilung konsistenter würde (Nr. 24 S. 92—93), dass die hellen Höfe oder Vorsprünge, welche durch Wasseraufsaugung oder Druck an den Dottermassen entständen, nicht bestimmt auf Membranen bezogen werden könnten (S. 94—97); dass endlich jene Massen kernähnliche Gebilde enthielten, welche sich aber von einem Zellenkerne merklich unterschieden (S. 97. 98). Wenn also die Theilungsmassen des Dotters anfangs auch keine Zellen seien, so gingen sie doch zuletzt in die Zellen des Embryo über; und desshalb spricht es Bergmann aus, „dass die Zerklüftung des Batrachiereies die Einleitung der Zellenbildung bei diesen Dottern ist. Ja ich würde sie Zellenbildung selbst nennen, wenn die ersten grösseren Abtheilungen des Dotters sich ohne Zwang Zellen nennen liessen“ (S. 98). Zum Unterschiede von Schwann's Zellenbildungstheorie bezeichnet Bergmann den von ihm betrachteten Vorgang als „Zellenbildung um ein Vorhandenes, welches dadurch Zelleninhalt wird“ (S. 102). — In seinem zweiten Aufsatze nahm Bergmann die unterdess von Vogt veröffentlichte

Lehre, dass die Keimflecken zu den Kernen der Dotterzellen würden, an (Nr. 27 S. 94) und erläutert alsdann seine Ansicht über den Vorgang der Zellenbildung bei der Dottertheilung folgendermassen. „Der Dotter könnte als höchst disponirt zur Zellenbildung gedacht werden. Aber die Kerne fehlen dazu. In der Keimblase sind die Keimflecken abgeschlossen, langsam vegetirend, völlig ausgebildet, um mit dem Dotter in energische Wechselwirkung zu treten. Unter solchen Umständen tritt die Befruchtung ein, die Scheidewand schwindet, und Niederschläge der ganzen Dottermasse erfolgen, entweder um mehrere Kerne zugleich, aber durch fortschreitende Spaltung immer wenigere Kerne enthaltend, bis zuletzt diese sich selbst wieder vermehren müssen, um der Anzahl von Zellen oder Spaltungstheilen zu genügen oder um einen einzigen sich verlängernden, spaltenden, fort und fort sich vermehrenden Kern" (Nr. 27 S. 100).

Die von allen übrigen Beobachtungen so sehr abweichenden Resultate der Reichert'schen Untersuchungen beruhen weniger auf neuen Thatsachen, als auf einer ganz neuen Auffassung der schon bekannten Erscheinungen. Die letzten Produkte des Furchungsprocesses seien die den Embryo zusammensetzenden Zellen; diese unterschieden sich aber in keinem Punkte von den vorhergegangenen Furchungsmassen, deren Membranen durch die (von Bergmann bereits angeführten) endosmotischen Erscheinungen und durch die Faltenbildung in den ersten Furchen (Faltenkranz) nachgewiesen würden (Nr. 25 S. 533—536 und Nr. 49)*. In jeder Furchungskugel befänden sich auch einige Kerne, deren Zahl mit der fortschreitenden Furchung abnehme (Nr. 25 S. 537—538); ferner zerfielen isolirte Furchungskugeln in mehre kleinere Theile (S. 539). Aus diesen Thatsachen, sowie aus dem mangelnden Nachweise einer steten Neubildung der aus einem Furchungsakte hervorgehenden Kugeln (S. 538) ergebe sich, dass jede Furchungskugel schon vorgebildet in der ihr vorangehenden grössern enthalten war und dass der Furchungsprocess der Batrachiereier nichts weiter sei, „als ein allmählig fortschreitender Geburtsact vielfach eingeschachtelter Mutterzellen, deren End-Resultat die Geburt derjenigen einfachen Dotterzellen ist, welche zum Aufbau des Gesammt-Zellen-Organismus dienen sollen" (S. 540). Das Freiwerden der Brutzellen aus den Mutterzellen geschähe durch Zerreissen der Membranen der letztern (S. 536). — Jene Hypothese der Einschachtelung verwarf Reichert später (Nr. 31 S. 278—279) und

* Neuerdings hat sich Dönitz der Reichert'schen Anschauung und Beweisführung angeschlossen, ohne etwas Neues hinzuzufügen (Nr. 67 S. 604—605)

will offenbar die Resultate, welche er bei den Untersuchungen über die Entwickelung des Eies von Strongylus auricularis gewann, auch für die Batrachiereier geltend machen (Nr. 31 S. 274 und flg.). Darnach müsste bei dem fraglichen Entwickelungsvorgange Zweierlei unterschieden werden: die endogene Zellenbildung und die Furchung (S. 254). Jede Furchungskugel müsse immerhin als eine Mutterzelle betrachtet werden; nachdem ihr Kern geschwunden, theile sich ihr Inhalt in zwei Portionen, welche eigene Membranen bekämen und dann als noch kernlose Brutzellen von der Mutterzellenmembran umschlossen würden; ihre Kerne entständen erst später (S. 255—257). Diese Bildungsweise neuer Zellen könne daher ganz wohl als „Zellenbildung um Inhaltsportionen" bezeichnet werden (S. 262). Der Furchungsprocess bestehe nun nicht etwa darin, dass eine Mutterzelle sich ein- und abschnüre und so einfach in die Theile zerfalle (S. 273), sei überhaupt kein Theilungsprocess sondern nur der Ausdruck für das Auseinandertreten, Freiwerden der bis dahin, in der Mutterzellenmembran eingeschlossenen Brutzelle durch das Zerreissen der letzteren (S. 270 und flg.). Jedenfalls besteht nach der Furchung der Dotter in der Mitte aus Mutterzellen, welche in der angegebenen Weise in kleinere zerfallen, die an der Dotterperipherie in die embryonalen Organe übergehen. „Wo Bildungen des Embryo auftreten sollen, da werden prädisponirte, kleinere Dotterzellen dazu gebraucht, und aus der Mitte kommt neuer Ersatz" (Nr. 22 S. 8).

Nach Vogt's Untersuchungen soll sich die Entwickelung des befruchteten Eies von Alytes obstetricans wesentlich von derjenigen anderer Batrachier unterscheiden. Die erste Furche umfasst nur $^2/_3$ des Eiumfanges, und die übrigen Furchen, deren Regelmässigkeit sehr bald aufhört, gehen nicht einmal über die obere Halbkugel hinaus. Ferner theilen sie die betreffende Dottermasse nicht vollständig, sondern dringen nur bis zu einer gewissen Tiefe ein, wobei die Dotterhaut Falten in sie hineinschickt. So besteht die gefurchte Dotterhälfte alsbald aus einer Menge von Klümpchen, welche an ihrer unteren Seite mit dem ungefurchten Dotter in kontinuirlichem Zusammenhange stehen, und nur an ihrer freien oberen Seite von einer Membran (Dotterhaut) umhüllt sind. Während der Furchung sind die gröberen Dotterplättchen aus den sich furchenden Theilen verschwunden, wahrscheinlich aufgelöst, sodass der Inhalt jener Klümpchen feinkörniger ist als die übrige Dottermasse; ausserdem bemerkt man darin noch je einen oder mehre Keimflecke (Vogt's Keimzellen), die übrigens auch fehlen können. Aus allen diesen Thatsachen, meint Vogt,

gehe aber hervor, dass jene Klümpchen durchaus keine Zellen seien (Nr. 26 S. 8. 9). Erst nachdem die Furchen wieder verstrichen sind, der Furchungsprocess also aufgehört hat, beginne die Zellenbildung von der feinkörnigen Rindenschicht aus und schreite allmählich gegen das mit grösseren Täfelchen versehene Innere des Dotters (Vogt's Dotterkern) fort. „Offenbar bilden sich die ersten Zellen in der Rindenschicht auf die Weise, dass sich um jede in derselben eingebettete Keimzelle in einer gewissen Distanz eine Membran bildet, welche eine grosse Menge des Molecularinhaltes nebst der Keimzelle einschliesst" (S. 10—11). Die letztere werde dadurch zum Kerne. Im Dotterkerne entständen die Zellen ebenso; aber weil dort keine Keimflecke vorhanden seien, so müssten sich offenbar neue bläschenartige Kerne bilden, wie es ohne Zweifel auch in der Rindenschicht geschähe, da die Zahl der Keimflecke für die Rindenzellen nicht ausreiche (S. 11. 12). Noch bleibt zu bemerken, dass Vogt „zuweilen in eben gebildeten Dotterzellen vergeblich nach solchen Kernzellen gesucht" hat (S. 11). „Wir haben demnach in dem Dotter der Batrachier eine Art von Zellenbildung, welche gänzlich von der von Schwann anerkannten abweicht. Es consolidirt sich bei dieser Zellenbildung die Zellenmembran gleich in der ursprünglichen Grösse der Zellen aus dem Cytoblastem heraus, und zwar ohne Mithülfe von Kernen. Zuweilen, wie in der Rindenschicht des Dotters, treten ursprüngliche Zellen in das Verhältniss von Kernen zu diesen Zellen; zwar nur in so fern, dass sie von ihnen umschlossen werden, denn die eingeschlossene Zelle behielt ganz ihre Zellennatur bei." „Allein diese Zellen waren selbst schon eingeschachtelt in zwei anderen, frei geworden durch Platzen ihrer ersten Umhüllung (des Keimbläschens), hatten sich vermischt mit dem Inhalte ihrer zweiten Umhüllungszelle, der Dotterzelle, und in diesem Zelleninhalte war der Process einer neuen Zellenbildung vor sich gegangen" (S. 24).

Kölliker erklärte die Furchungskugeln der Batrachiereier für membranlos (Nr. 32 S. 10—12), ihre Kerne dagegen für Bläschen (S. 14). In den letzteren befänden sich Kernkörperchen, deren „endogene" Vermehrung dem gleichen Processe der Kerne vorangehe, was alsdann die Theilung der Furchungskugeln hervorrufe (S. 15—18). Diese Theilung erklärt Kölliker aus der „Attraktion der Kerne", ohne auf diesen Ausdruck ein besonderes Gewicht legen zu wollen (S. 20). Ob nun die Furchungskugeln wirkliche Zellen seien, und wie sie sich überhaupt in den ersten Stadien der Furchung verhalten, darüber lässt sich Kölliker in dem bezeichneten Aufsatze nicht aus. — In den neueren Auflagen

seiner Gewebelehre (Nr. 79 S. 23) gibt er folgende Schilderung der Dottertheilung: „Die Furchung ist ein eigenthümlicher Vorgang, der zur Zeit der ersten Entwickelung in den Eiern der meisten Thiere sich findet, als Einleitung zur Bildung der ersten Zellen des Embryo anzusehen ist und, weil das Ei die Bedeutung einer einfachen Zelle hat, unter den Begriff der endogenen Zellentheilung fällt. Die Furchung beruht im Wesentlichen auf Folgendem. Nachdem der ursprüngliche Kern der Eizelle, das Keimbläschen, mit der Befruchtung verschwunden ist, bilden die Körner des Dotters nicht mehr einen dichten Haufen wie früher, sondern zerstreuen sich und erfüllen die ganze Eizelle. Dann entsteht als erstes Zeichen der beginnenden Entwickelung mitten im Dotter ein neuer Kern mit Nucleolus, der erste Kern des Embryo, der als Anziehungspunkt auf den Dotter einwirkt und denselben wieder zu einem kugeligen Haufen, der ersten Furchungskugel, vereinigt. In weiterer Entwickelung bilden sich aus dem ersten Kerne zwei neue, die sich etwas von einander entfernen, als neue Mittelpuncte auf die Dottermasse einwirken und so die erste Furchungskugel in zwei zerfällen. In gleicher Weise geht dann die Vermehrung der Kerne und der Furchungskugeln und zwar die erstere immer voranschreitend fort.“ Dagegen gesteht Kölliker in seiner Entwickelungsgeschichte (Nr. 48 S. 32): „Der Ursprung dieser Kerne ist jedoch bis jetzt noch in ein gewisses Dunkel gehüllt und ist namentlich die Herkunft des Kernes der ersten Furchungskugel noch nicht hinreichend aufgeklärt“.

Cramer glaubt an den einzelnen Massen des schon mehrfach getheilten Eies während der Wasseraufsaugung eine Membran erkannt zu haben, obgleich er bemerkt, dass sie endlich springe „wie eine Seifenblase, ohne sichtbare Spuren zurückzulassen“ (Nr. 34 S. 28). Die Theilung des Dotters gehe so vor sich, dass eine Furche von der Oberfläche immer tiefer in die zu theilende Masse vordringe, während im Innern der Inhalt einer Hälfte noch kontinuirlich in denjenigen der anderen übergehe (S. 32). Die hellen Flecke in den Dottermassen sollen von den eingeschlossenen Keimbläschenzellen herrühren (S. 30); wenn diese zu je einer in den kleiner werdenden Dottermassen vertheilt sind, so spalten sie sich weiterhin zugleich mit der ganzen Masse (S. 31). „Die durch die letzten Theilungen entstandenen Kugeln werden später direkt zum Aufbau des Embryo verwandt, die Embryonalzellen sind fertig, und sind es geworden, indem grössere Zellen sich durch fortgesetzte Spaltung zu diesen kleinsten zerlegten“ (S. 32). Gestützt auf diese und fremde Beobachtungen macht sich nun Cramer folgendes Bild von dem ganzen Vorgange. Vor dem

Anfange der Furchung bildet sich eine Membran um die ganze Dottermasse; „dadurch ist eine grosse Zelle entstanden, die ausser dem Inhalt für alle späteren Zellen auch schon die Kerne für alle in sich trägt. Durch Ein- und Abschnüren zerfällt sie zu zwei neuen von ihrer halben Grösse, die in ihrem Innern zu der eingeschlossenen Dottermasse die Hälfte der Keimbläschenzellen, d. h. jetzt Kerne tragen. Diese Zellen werden, in derselben Weise fortgesetzt, weiter getheilt, jede neue erhält die Hälfte der Kerngebilde, die in der nächst grösseren, durch deren Spaltung sie selbst entstand, enthalten waren, und bei fortschreitender Spaltung wächst die Zahl der Zellen nach einer geometrischen Progression, deren Exponent die Zahl 2 ist. So geht es fort, bis Zellen entstanden sind, die nur noch einen Kern enthalten. In der ferneren Furchung wird auch dieser jetzt mitgetheilt, und der ganze Process der Spaltung so lange fortgesetzt, bis Zellen von einem gewissen Minimum von Grösse entstehen, die direkt zum Aufbau des Organismus verwandt werden, bis die Embryonalzellen fertig sind“ (S. 33).

Remak findet in der Dottermasse des frischgelegten Eies gleich mehreren seiner Vorgänger durchsichtige Bläschen und solide Kügelchen, welche er aber nicht für veränderte Keimflecke, sondern für Leichenzustände der Dottersubstanz erklärt (Nr. 40 S. 128). — Bei seinen ausgedehnten Untersuchungen über die Furchung ist Remak zu folgenden Resultaten gelangt. Die Furchen der obern Eihälfte sollen „mit Blitzesschnelle“, diejenigen der untern Halbkugel aber langsam entstehen (S. 129). Schon vor der Furchung besitze die Dotterkugel innerhalb der Dotterhaut eine eigene Membran, die Eizellenmembran, welche in eigenthümlicher Weise an der Furchung theilnehme (S. 130). Da sie dem Dotter innigst anhängt, so kleidet sie auch die erste Furche bis zum schmalen Boden derselben aus*; von dem letzteren aus entsendet sie eine Scheidewand in den Dotter, welche dessen Theilung vollzieht. Nach diesem verschiedenen Verhalten der Eizellenmembran bei der Furchung unterscheidet Remak den ersten Theilungsakt als „Einfurchung von der darauffolgenden Durchfurchung“. Jene Scheidewand scheine gleich anfangs doppelt zu sein, sodass jede der aus der Theilung hervorgehenden Dotterhälften eine eigene Umhüllung hätte (S. 131). Diese Dotterhälften seien die „beiden ersten nach der Befruchtung entstandenen Zellen“. „In ähnlicher Weise wie bei der ersten Furchung verhält sich die Eizellenmembran bei den folgenden Furchungen“; so komme es, „dass

---

* In der dunkeln Halbkugel soll dieser schmale Bodenstreifen entfärbt sein (S. 131).

die Eizellenmembran selbst und ihre während der Furchung ausgesendeten Fortsätze sämmtliche Zellen bekleiden, welche aus der Furchung hervorgehen" (S. 132). Zu bemerken ist noch, dass nach Remak die Einfurchung stets, also auch bei der Aequatorialtheilung, an der Aussenfläche des Eies beginnt, sodass die im Innern liegenden Kanten und Ecken der Theilstücke sich zu den äussern verhalten, wie der untere, trägere Eipol zum obern, energischeren (S. 133). In den spätern Stadien des Furchungsprocesses fände man allerdings „in der Abschnürung begriffene Zellen von gemeinsamer Membran umhüllt, deren Theilnahme an der Abschnürung sich nicht nachweisen lässt." Dies sei aber ein Leichenzustand, wobei die Membran durch einen abnormen Einfluss (z. B. durch Wasser) aus der Furche hervorgezogen werde (S. 134). Eine Vorbereitung, eine Anbahnung der Theilung im Protoplasma sei vor dem Eindringen der Membran nicht nachweisbar; und wenn nach dem Beginn des letzteren eine solche Anbahnung stattfinden sollte, so „bliebe doch immer das langsame Hereinwachsen der Scheidewände das schliessliche und wirksamste Theilungsmittel" (S. 136). — Ausser diesen Erscheinungen der eigentlichen Furchung untersucht Remak aber auch die innern Zustände der Furchungszellen. In den meisten noch ungefurchten Eiern will er anstatt des geschwundenen Keimbläschens unter dem oberen Pole oder auch in der Nähe des Centrums eine weite platte Höhle bemerkt haben, welche er die v. Baer'sche Kernhöhle nennt; er halte es für sehr wahrscheinlich, dass dieselbe „in der That eine weitere Ausbildung der Höhle ist, welche das Keimbläschen beherbergt hatte". Statt der einen Höhle seien bisweilen auch zwei kleinere, durch Theilung aus der ersten hervorgegangene vorhanden; auch fänden sich je eine oder zwei solcher Kernhöhlen, aber in stets verringertem Massstabe in den folgenden Furchungszellen (vgl. Remak's Tafel IX Fig. 3—7). Alle würden sie von einer grauen Masse (Kernmasse — Remak) umgeben; über die Lage dieser Höhlen erfährt man aber nichts, da die bezeichneten Abbildungen nach Remak's eigener Angabe rein schematische sind (S. 128. 137). Während der späteren Stufen der Furchung erscheinen diese Kernhöhlen schon äusserlich am unverletzten Eie als helle Flecke, an denen Remak alsdann beobachtete, wie sie „vor dem Eintritt der Furchung eine bisquitförmige Gestalt annehmen und sich allmälig in zwei runde Flecke theilen, wie sie auseinanderrücken, wie die später sich bildende Furche zwischen sie fällt und ein jeder aus der Furchung hervorgegangene neue Abschnitt sofort mit einem runden hellen Flecke versehen erscheint". Es unterliege also „kaum einem Zweifel, dass die

Baer'sche Kernhöhle, mag dieselbe der frühere Aufenthaltsort des Keimbläschens oder eine Neubildung sein, durch fortschreitende Theilung, von welcher die umgebende Kernmasse mitbetroffen wird, sich in die Kernhöhlen sämmtlicher Furchungszellen umwandelt." Die Höhlen scheinen erst später auskleidende Membranen zu erhalten, wodurch sie zu Kernen der entsprechenden Furchungszellen würden. Auf der achten Furchungsstufe bemerke man auch ein rundes, eingeschnürtes oder doppeltes Kernkörperchen in jedem Kerne und stets ein rundes in jeder Hälfte eines bisquitförmigen Kernes. Folglich gehe die Theilung der Kernkörperchen in derselben Weise derjenigen des Kernes voraus, wie letztere die Furchung einleite (S. 138. 174). Wenn man in kleinen Furchungszellen mehre Kerne von einer gemeinsamen Membran umschlossen antreffe, so sei dies ebenso wenig wie die ähnliche Erscheinung an den Furchungszellen auf eine endogene Bildung, sondern auf abnorme Einflüsse zu beziehen, welche die Membran aus den Einschnürungen hervorziehen (S. 138—139). — Da die kleinsten Furchungs- oder die Embryonalzellen unmittelbar in die Bildung der Organanlagen eingehen und eine von den Zellen unabhängige Zwischensubstanz ebenso wenig vorkomme, wie eine selbstständige Entwickelung von Zellen, die nicht aus einer Theilung schon vorhandener hervorgingen, so schliesst Remak seine Untersuchungen über die Furchung mit dem Resultate, „dass sämmtliche im entwickelten Zustande vorhandenen Zellen oder Aequivalente von Zellen durch eine fortschreitende Gliederung der Eizelle in morphologisch ähnliche Elemente entstehen, und dass die in einer embryonischen Organ-Anlage enthaltenen Zellen, so gering auch ihre Zahl sein mag, dennoch die ausschliessliche ungegliederte Anlage für sämmtliche Formbestandtheile der spätern Organe enthalten" (S. 140). —

Nach Schultze ist das Ei anerkanntermassen eine Zelle mit Protoplasma (Dotter) und Kern (Keimbläschen), folglich der Furchungsprocess eine Zellentheilung (Nr. 52 S. 9). Da nun die gewöhnliche Zellentheilung aus der Kontraktilität des Protoplasmas hervorgehe, so müsse dieselbe Eigenschaft auch dem Dotter zukommen und daselbst ebenso wirken. Die zähe Rindensubstanz erzeuge nun bei der Zusammenziehung den sogenannten Faltenkranz, der in Folge der verschiedenen Fähigkeit der innern und der Rindenmasse, sich zusammenzuziehen, wiederum verstreicht (S. 10). Der Faltenkranz beweise daher ebenso wenig die Anwesenheit einer dem Dotter anliegenden Zellenmembran (Reichert), als es die Haut zu thun vermag, welche Remak an eigenthümlich erhärteten Eiern demonstrirte und welche nichts weiter sei,

als die erhärtete Rindenschicht des Dotters (S. 11—14). Die Furchung beginne unabhängig von der Keimgrube, welche häufig schon vorher verschwunden ist; andernfalls verlaufen aber die ersten Furchen nicht durch die Keimgrube, sondern neben ihr (S. 15). —

In Betreff einer Dottermembran und der Keimgrube stimmt v. Bambecke mit Schultze überein (Nr. 63 S. 14. 17. 18), da er auch die frühere Angabe, dass die erste Furche, wenn die Keimgrube noch besteht, am Umfange derselben beginne (Nr. 63 S. 19), neuerdings nur als Ausnahme gelten lässt (Nr. 71 S. 64). Unter der Keimgrube und nahe der Oberfläche findet v. Bambecke häufig einen hellen, von dunkler Masse umgebenen Kern (Nr. 63 S. 17. 20, Nr. 71 S. 63).

Welcher Art die Wirkung des Samens bei der Befruchtung der Eier ist, lässt sich noch nicht entscheiden. Für meinen Zweck genügt aber die Thatsache, „dass die befruchtende Einwirkung der Samenkörperchen augenblicklich bei der Berührung der Eier stattfindet“ (Nr. 38 S. 908—909). Denn es folgt aus den zu diesem Beweise herangezogenen Experimenten, dass die Samenelemente die gleichsam ruhende Entwickelungsfähigkeit des Eies zur Thätigkeit bringen, ohne die Zusammensetzung der Dotterkugel irgendwie zu verändern und indem sie offenbar nur eine der wichtigsten Bedingungen der Entwickelung erfüllen. Diese Auffassung wird noch wesentlich unterstützt durch die Thatsache, welche Leuckart ganz besonders an Froscheiern prüfte und bestätigte, dass nämlich „die ersten Schritte der Embryonalentwickelung nicht selten auch in unbefruchteten Eiern stattfinden“ (Nr. 38 S. 958). —

Die Beschaffenheit der frischgelegten und befruchteten Eier habe ich bereits im Allgemeinen beschrieben; doch dürfte hier eine nähere Untersuchung geboten sein. — Zerstört man ein frisches Ei und betrachtet die Masse unter dem Mikroskope, so mag ein ordnender Blick zunächst grössere und kleinere Dottertäfelchen, ebenso verschiedene Körner und endlich eine feinkörnige Grundsubstanz unterscheiden. Erinnert man sich aber der Entstehungsweise der Dotterelemente, so erhellt, dass dieselben insgesammt wesentlich gleich und nur durch ihre Grösse unterschieden sein dürften, sodass wahrscheinlich bei ganz ausserordentlich starken Vergrösserungen jene feinkörnige Grundsubstanz für sich allein den bekannten Anblick der mit Plättchen ge-

füllten Dottermasse gewähren würde. Die eigentliche homogene Grundsubstanz ist vollkommen durchsichtig, wasserklar, wie es die jüngsten Eifollikel lehren; wenn die festen Theilchen auch alle aus der gleichen Masse bestehen, so erscheinen sie doch bis zu einer gewissen Grösse, nämlich solange die durch sie gebrochenen Lichtstrahlen nicht ins beobachtende Auge fallen oder nicht wahrgenommen werden können, als schwarze Punkte, weiterhin, wenn die mittleren Strahlen sichtbar werden, als unregelmässige dunkle Ringe mit einer hellen Mitte, und endlich, wenn diese den dunklen Rand an Grösse weit übertrifft, als die bekannten hellen, derbkonturirten Dottertäfelchen. Um in der Beschreibung einen Anhaltspunkt zu haben, werde ich die mittelgrossen festen Dottertheile ohngefähr auf jener Stufe, wo sie bei den gewöhnlichen, 200—500-fachen Vergrösserungen die erste Spur einer hellen Mitte zeigen, als Körner von den Punkten und Täfelchen unterscheiden. Die geringere oder grössere Anhäufung der Punkte in der Grundsubstanz erzeugt ein sehr fein punktirtes Aussehen oder einfache Schattirungen vom Hellgrauen bis zum Schwarzen*. Die Körner werden schon in geringer Anhäufung eine dunklere Färbung hervorrufen, welche aber in dünnen Schichten, wie sie die Präparate bieten, wegen der durchscheinenden Mitte der einzelnen Körner gewisse Grenzen haben wird. Wo die Dotterplättchen, grössere oder kleinere, vorherrschen, erscheint die Masse hell; durch die Körner und Punkte wird sie verschieden gefärbt oder schattirt, in dem Masse aber, als dieselben abnehmen, stets heller. — Ich habe diese Verhältnisse näher ausgeführt, um zu zeigen, dass das in Zeichnung und Färbung verschiedene Aussehen der Dottermasse von geringerer Bedeutung ist, als man auf den ersten Blick annehmen möchte, und die Gleichartigkeit der ganzen Masse nicht wesentlich stört. Immerhin kann die Vertheilung jener Elemente in der befruchteten Dotterkugel angedeutet werden. Die grösseren Dottertäfelchen liegen ziemlich dicht beisammen, sodass zwischen ihnen eigentlich nur Fugen übrig bleiben, welche mit den kleinsten Täfelchen, Körnern und Punkten ausgefüllt sind. Das Kaliber jener in den Vordergrund tretenden Täfelchen ist in der unteren Halbkugel des Dotters grösser, als in der oberen, am geringsten aber in der ganzen Peripherie, welche man als Dotter-

* Ich wäre daher nicht abgeneigt, wenigstens einen Theil des Pigments bloss für eine Anhäufung der feinsten Punkte zu erklären. Dann liesse sich auch verstehen, dass die nicht unbedeutenden Schwankungen in den Pigmentmassen, welche in den einzelnen Eiern desselben Thieres abgelagert werden, auf deren spätere Entwickelung ohne nachweisbaren Einfluss bleiben. —

rinde bezeichnen mag, wenn man im Auge behält, dass sie weder in allen Eiern gleich ausgebildet ist, noch überall nach innen eine wirkliche Grenze hat. Am stärksten und deutlichsten ist sie am oberen Pole, und dem entspricht auch die ungleiche Vertheilung des Pigments, welches, wie ich anführte, möglicherweise aus den feinsten Dottertheilen mit der geringsten Menge der eigentlichen Grundsubstanz besteht *(Taf. I Fig. 13).* Im Innern der oberen Halbkugel bemerkt man die oft sternförmige Zeichnung der feinkörnigen Dottermasse, welche aus dem Zerfall des Keimbläschens hervorgegangen mit dem übrigen Dotter sich noch nicht gleichmässig vermischt hat. Ich habe aber schon ausführlich auseinandergesetzt, dass die in einer Brut abgesetzten Eier nicht alle von gleicher Ausbildung sind: die darin zurückgebliebenen — ich will sie kurz die jüngeren nennen — tragen noch die Merkmale der Zerstörung der Pigmentschicht, die älteren lassen dieselben bereits vermissen. Wenn ich nun ein ganzes Eipacket unmittelbar nach der Befruchtung in die Kupferlösung warf und dadurch die Entwickelung augenblicklich unterbrach, so fand ich darauf in jenen jüngeren Eiern nichts weiter vor, als was ich schon beschrieben, in den älteren dagegen schon den ersten Anfang der Embryonalentwickelung. Beiläufig in der Mitte dieser Eier und nur wenig aus derselben aufwärts verschoben, war ein grosser, runder, etwas abgeplatteter Kern durch einen nicht scharfen, aber deutlichen Kontur von der übrigen Dottermasse gesondert *(Taf. I Fig. 14).* Histiologisch war dieser Dotterkern durchaus nicht von der Umgebung zu unterscheiden; die noch in ihrer Ausbreitung begriffene feinkörnige Substanz des zerfallenen Keimbläschens reichte in seinen Bereich mit einem grösseren oder kleineren Antheil hinein, aber so unregelmässig, dass man mit Recht annehmen kann, dass diese Masse und die Kernbildung nur in einem zufälligen Verhältniss zu einander stehen. Wenn ich die Grenze des Kernes unter stärkeren Vergrösserungen untersuchte, so fand ich, dass an dieser Stelle alle etwas grösseren Dotterplättchen fehlten und nur feinkörnige Dottersubstanz lag, welche durch ihre dunkle Färbung den Umriss des Kernes erzeugte. Nun erhellt auch, wesshalb derselbe nicht scharf, sondern wie mit einem groben Stifte gezogen erscheint. Lässt man solche Eier sich weiter entwickeln, so erhebt sich der Dotterkern in kurzer Zeit, während die mehrerwähnte vom Keimbläschen herrührende Verfärbung der Dottermasse schwindet, gegen die Dotteroberfläche, worauf in seinem Innern sich ein zartes rundes Körperchen bildet — der erste Lebenskeim, welcher die weitere Entwickelung des Eies hervorruft *(Taf. II Fig. 20).* Es ist also der Dotterkern sicher-

lich der Ausgangspunkt der ganzen Entwickelung und sein erstes Erscheinen kann in den von mir als ältere bezeichneten, frischgelegten Eiern sogleich nach der Befruchtung, bei den jüngern erst später wahrgenommen werden. — Wenn ich ihn auch nicht immer zuerst in der Nähe des Centrums der Dotterkugel antraf, so scheint mir doch aus seinem Vorrücken gegen die Oberfläche zu folgen, dass die subcentrale Lage stets die ursprüngliche ist. Er hat die Grösse und Gestalt der Höhle des Keimbläschens, nimmt aber nach seiner Lageveränderung nicht immer die Stelle ein, an der jene lag, sondern befindet sich häufig seitlich vom obern Pole, ja selbst in der Nähe des ursprünglichen Aequators des Eies. Dies kann man nach einiger Zeit schon äusserlich erkennen, indem gerade über dem Dotterkerne die Dotteroberfläche in Vorbereitung der ersten Furche zu einer flachen Grube einsinkt (*Taf. I Fig. 15*).

Sobald der Dotterkern diese excentrische Lage eingenommen hat, beginnt das Pigment am unteren Pole und successiv an der ganzen unteren Halbkugel zu schwinden; da aber in den Fällen, wo jene dem Dotterkerne stets genau entsprechende Grube nicht in der Mitte des dunklen Feldes, sondern excentrisch in demselben lag, dieses Feld sich alsbald koncentrisch um die Grube anordnet, also das Pigment sich augenscheinlich verschiebt, so darf man annehmen, dass auch jenes Schwinden des Pigments an der entgegengesetzten Seite nur scheinbar ist und dass dasselbe vielmehr sich nach oben zu einer halbkugelförmigen Kappe zusammenschiebt (*Taf. II Fig. 20. 21*). Nach allen diesen Erfahrungen wird es aber sehr wahrscheinlich, dass der gegen die Peripherie vorrückende Dotterkern oder vielleicht der in seinem Innern unterdessen sich entwickelnde Lebenskeim den Pol des befruchteten Eies bestimmt, eventuell verändert*. Daraus ergibt sich aber, dass der central gelegene Dotterkern des frischgelegten Eies im Allgemeinen aufwärts steigt; denn andernfalls müsste unter Umständen ein dunkles Feld, welches beim Legen aufwärts gekehrt war, in der Folge sich nach unten verschieben; dies ist aber noch niemals beobachtet worden. Einen Grund für die genannte Bewegung des Dotterkerns kann ich nicht bestimmt angeben; vielleicht ist er in der Bildung des Lebenskeims zu suchen, welcher mit seiner nächsten Umgebung frei von Dotterplättchen und von zarter Zusammensetzung ist, also möglicherweise das speci-

* Dies legt den Gedanken nahe, dass auch die Pigmentablagerung im Eierstocksei, deren grösste Mächtigkeit der Lage des Keimbläschens entspricht, von dem letzteren abhängig ist. —

fische Gewicht des ganzen Dotterkerns herabsetzt. Wie dem nun auch sei, die Aufwärtsbewegung des Dotterkerns und die darauffolgende Zusammenziehung des Pigments über dem Kerne scheinen mir, wenn sie sich auch der unmittelbaren Wahrnehmung entziehen, so weit begründet*, dass, wenn sie eine Lücke in unserem Verständniss der Entwickelungsvorgänge auszufüllen vermögen, ich sie nicht von der Hand weisen möchte. Und diesen Dienst können sie allerdings leisten. Alle Beobachter der sich entwickelnden pigmentirten Batrachiereier stimmen darin überein, dass dieselben einige Zeit nach der Befruchtung sich stets mit dem dunklen Felde nach oben kehren, wenn es nicht schon gleich zu Anfang der Fall war. Ein genügender Grund dafür liess sich nicht finden; meiner Ansicht nach ist nun diese Umwälzung des Dotters, sei es überhaupt oder zum Theile, scheinbar, indem nur die Pigmentschicht dem Einflusse des neu bestimmten Poles folgend sich verschiebt. In der Folge werde ich nur von diesem für die Entwickelung allein massgebenden Pole sprechen, auch wenn er im Anfange der Dottertheilung mit dem Mittelpunkte des dunklen Feldes noch nicht zusammenfällt.

An die Veränderungen der Pigmentschicht schliesst sich eine andere Erscheinung an, welche ich schon früher einmal erwähnte. Während der Dotterkern gegen die Dotteroberfläche hinaufsteigt, erscheinen im ganzen Umfange der Dotterkugel, aber nur nach innen von der feineren Rindensubstanz und nicht in dieser selbst, zahlreiche kleinere und grössere Kügelchen von feingranulirtem Aussehen, als wenn sie aus den kleinsten Dotterkörnern zusammengesetzt wären; die meisten übertreffen die Dotterplättchen bedeutend an Grösse *(Taf. II Fig. 20)*. Diese Kügelchen bilden eine zusammenhängende Zone, deren Mächtigkeit in der obern Halbkugel ansehnlich ist, aber nach unten hin sehr rasch abnimmt; gegen die Dotterrinde setzt sich die Schicht ziemlich scharf ab, nach innen verliert sie sich ohne deutliche Grenze im Dotter. Man betrachte nur die Figuren 20 und 21 Taf. II: Das Pigment, die ungefärbte Dotterrinde und jene Kügelchen bilden drei koncentrische Schichten des Dotters, welche gemeinsam die Eigenthümlichkeit haben, dass sie am obern Pole am

---

* Es liessen sich wohl an Batrachiern, welche eine grössere Menge von Eiern als der Bombinator igneus auf einmal legen, die Beweise dafür so weit vermehren, dass die Wahrscheinlichkeit jener Vorgänge zur Thatsache würde. Die verhältnissmässig wenigen zu gleicher Zeit gelegten Eier meines Thieres mussten stets so vielen Zwecken dienen, dass meine Untersuchungen über jene Vorgänge sich vielleicht auf zwei Dutzend Eier beschränken. —

breitesten sind und gegen den untern Pol hin allmählich dünner werden. Aber damit nicht genug, sind auch ihre nächsten Veränderungen gemeinsam. Ich beschrieb schon die Auflösung der Pigmentschicht am untern Pole, und wie sich dieselbe nach oben zusammenschiebe; dasselbe geschieht zu gleicher Zeit auch mit der Dotterrinde und jener Kügelchenschicht, sodass während der ersten Dottertheilungen alle drei Schichten nicht mehr kugelig geschlossen, sondern wie drei halbkugelige Schalen in einander liegen, welche am obern Pole am dicksten, gegen den Aequator gleichsam mit scharfen Rändern auslaufen *(Taf. II Fig. 20—25).* Dabei erkennt man an allen drei Schichten, wie während der Zusammenziehung ihre Mächtigkeit am obern Pole zunimmt, sodass meine Ansicht dahin geht, dass ihre Elemente sich ebenfalls zusammenschieben, wie ich es schon vom Pigmente anführte. Als Schichten verschwinden endlich alle drei in dem Masse, als die ursprüngliche Kontinuität der obern Halbkugel verloren geht, und letztere in mehre Stücke zerklüftet wird, welche ihre Lage zu einander wechseln.

Ich kehre nach dieser Abschweifung zur Entwickelung des Dotterkerns zurück. Seine ganze Entstehung oder Sonderung von der übrigen Dottermasse schien darin zu bestehen, dass an seiner Grenze die grösseren Dottertheilchen nach aussen und innen auseinanderrückten und eine weniger dichte, feinkörnige Zone zurückliessen. Solange der Dotterkern sich im Innern der Dotterkugel befand, war jene Zone schwach und unregelmässig entwickelt und beeinträchtigte den kontinuirlichen Zusammenhang beider Theile nicht wesentlich. Sowie er aber hinaufrückt, wird die Grenzzone zu einem locus minoris resistentiae, sodass beim Aufbrechen eines nur mässig erhärteten Eies der Dotterkern isolirt, wenn auch mit rauher Fläche, herausfällt. Damit hat aber der Dotterkern das äusserste Mass von Selbstständigkeit erreicht, bald darauf verschwimmt seine Grenze und mit dem schattenhaften Umriss schwindet endlich seine Bedeutung.

So vergänglich aber auch die von mir als Dotterkern bezeichnete Erscheinung ist, so geht sie doch nicht spurlos vorüber; gleichsam als Frucht ihrer Wirksamkeit bleibt der Lebenskeim zurück. — Untersucht man die Textur des excentrischen Dotterkerns, so ergibt sich, dass er sich gegen früher verändert hat; ist schon seine ganze Masse feinkörniger als die neben und unter ihr liegende Dottersubstanz und mehr der Dotterrinde über ihm entsprechend, so weicht namentlich sein Centrum von der Beschaffenheit des übrigen Dotters wesentlich ab. Dieses Centrum umfasst den ersten Lebenskeim und einen ihn

umgebenden Hof *(Taf. I Fig. 17 a).* Der erstere besteht aus einer runden, von oben abgeplatteten, äusserst zarten und durchscheinenden Masse von etwa 30μ im Querdurchmesser, welche nach aussen kontinuirlich und ohne scharfe Grenze in den Hof des Lebenskeims übergeht. Dieser hat einen wechselnden, bald weiteren bald engeren Umfang und besteht aus feinkörniger oder grobpunktirter Dottersubstanz; erst an seinen äusseren Grenzen werden Dotterplättchen sichtbar. Eine nach aussen allmählich verschwimmende Färbung seiner Substanz hebt den Umriss des Lebenskeims kräftiger hervor, als er ohne diesen Umstand erscheinen würde. Die Grösse und deutliche Abgrenzung des ganzen Hofs sind übrigens mannigfachen Schwankungen unterworfen; diese mögen verschiedenen, gesetzlich auf einander folgenden Graden der Entwickelung angehören, aber natürlich entziehen sich solche Vorgänge der direkten Beobachtung, da die gröberen äusseren Merkmale, welche sonst an den sich entwickelnden Eiern der chronologischen Bestimmung dienen, in der vorliegenden Periode noch fehlen. — Bald nach der Entstehung des Lebenskeims traf ich ihn bereits merkwürdig verändert: er erschien in querer Richtung ausgedehnt, wobei seine Masse von der Mitte scheinbar nach beiden Enden ausgewichen war, sodass diese auf Kosten des sich verschmächtigenden mittleren Theils kolbig angeschwollen waren *(Taf. II Fig. 21. 22).* Im weitern Verlaufe dieser Umwandlung bietet jede der beiden Anschwellungen das Bild eines in der Ablösung begriffenen Tropfens einer zähen Masse dar. Während beide sich stetig von ihrem gemeinsamen Ausgangspunkte entfernen, also in entgegengesetzter Richtung auseinander rücken, sind sie auf der äussern, der Dotteroberfläche zugewandten Seite abgerundet, auf der innern aber haben sie eine kegelförmige, spitz auslaufende Verlängerung, eben die entsprechende Hälfte des Mittelstücks. Darauf reisst dieses mitten durch, und jede Hälfte des Lebenskeims zieht sich nun allmählich kugelig zusammen und wird zu einem selbstständigen Körperchen, während die frühere Verbindung beider noch durch einen dunklen Streifen der sie allseitig umgebenden feinkörnigen Dottersubstanz angedeutet wird *(Taf. II Fig. 23).* Der erste Lebenskeim hat sich also in zwei gleichartige neue getheilt. — Diesen seinen Evolutionen ist nicht nur der ihn unmittelbar umschliessende feinkörnige Hof, sondern auch der Umriss des grossen Dotterkerns gefolgt: nach der Trennung der beiden sekundären Lebenskeime sieht man sie in weitem Umkreise von dunklen Bögen umschlossen, welche aber nach aussen allerdings schon undeutlich und verwischt sind. Fasst man dabei die von diesen Bögen begrenzten Massen, namentlich die betreffenden

Abschnitte der Kügelchenschicht ins Auge, so lässt sich leicht erkennen, dass dieselben an den bezeichneten Bewegungen und Veränderungen gar nicht theilnehmen, dass die letztern sich eben nur auf eine stärkere Ansammlung feinkörniger Dottermasse zwischen den Täfelchen im weiteren Umkreise der Lebenskeime beziehen, welche Ansammlung allerdings zuerst an der ursprünglichen Grenze des Dotterkerns stattfindet und somit den Schein seiner Fortexistenz erzeugt.

Bevor jedoch die Theilung des ersten Lebenskeims vollendet ist, sind schon andere Vorgänge in den Kreis der Erscheinungen eingetreten. Wenn seine Hälften ziemlich weit auseinandergerückt sind, aber ihre frühere Verbindung noch durch eine schattenhafte Linie angedeutet ist, wird eine Halbirung der ganzen Dotterkugel eingeleitet. In der Ebene, welche die beiden Pole und die Mitte jener Verbindungslinie senkrecht durchschneidet, weichen die gröbern Dotterelemente nach beiden Seiten auseinander und lassen eine dünne Lage zarterer Dottersubstanz zurück, welche im Querdurchschnitt als heller Streifen erscheint *(Taf. II Fig. 23)*. In der Längsaxe des letzteren wird alsdann eine Trennung der beiden Dotterhälften durch eine höchst zarte, dunkle Linie angedeutet, welche von der Verbindungslinie der Lebenskeime zunächst bis in die Nähe des obern Poles und bis unter den Aequator sich erstreckt und dann allmählich fortschreitet, schneller gegen den obern, langsamer gegen den unteren Pol. Gleich nach dem Erscheinen dieser spaltartigen Bildung sinkt die Dotteroberfläche genau über derselben am obern Pole zu einer flachen rundlichen Grube ein, über welche die Dotterhaut unverändert hinwegzieht; diese Grube wird aber alsbald muldenförmig in der Richtung der Theilungsebene und vertieft sich mehr und mehr zu einer Furche, deren Abhänge genau in jener Ebene zusammenstossen *(Taf. I Fig. 15)*. Bei dieser Umbildung entsteht an den Wänden der Furche der sogenannte Faltenkranz, nämlich eine Reihe vom Grunde zu den Rändern aufsteigender kleinster Falten oder Runzeln, welche im Entstehen und Schwinden unter Umständen ein lebhaftes Spiel unterhalten. Die Dauer dieses Faltenkranzes ist sehr verschieden, überhaupt aber derselbe keine beständige Erscheinung bei der Furchenbildung. — Anfangs ist die Furche verhältnissmässig weit aber kurz, sodass ihre bisweilen ziemlich scharfen Ränder an beiden Enden zu einer Ellipse zusammenstossen. Bald jedoch geht von diesen Enden je eine schwächere Fortsetzung der Furche gegen den unteren Pol aus, welche genau den von der Theilungsebene an der Dotteroberfläche vorgezeichneten Verlauf nimmt und daher zuletzt am untern

Pole mit der anderseitigen zusammenfliesst *(Taf. I Fig. 16)*. Während dieser Vollendung der ersten Furche schliesst sich gewöhnlich ihr weit offener Anfangstheil, indem die gegenüberliegenden Abhänge sich aneinander legen. Nicht immer ist derselbe so scharf gezeichnet, wie in meinen Abbildungen; da aber andere Ansichten schon hinlänglich bekannt sind, so wählte ich gerade diese an besonders farbenreinen Eiern beobachteten Bilder. Ich mache noch besonders darauf aufmerksam, wie die Theilungsebene und die ihr folgende Furche ganz ohne Rücksicht auf den Mittelpunkt des dunklen Feldes entstehen; so kann das letztere von der Furche sehr ungleich getheilt werden, doch wird eine symmetrische Anordnung des Pigments bald wiederhergestellt *(Taf. I Fig. 15)*. Aber noch in anderer Beziehung verdient das Verhalten der Pigmentschicht während der Dottertheilung erwähnt zu werden. Ihre äusserste Lage hat man, gestützt auf die Erscheinung des Faltenkranzes oder auf den Befund an erhärteten Eiern, von deren Oberfläche sich ein Häutchen abziehen lässt, als eine Zellenmembran darzustellen gesucht. Dies beruht entschieden auf einem Irrthum, wie es bereits M. Schultze ausgeführt hat; ich habe seiner Beweisführung nur Weniges hinzuzufügen. Ein Häutchen lässt sich nur im Bereiche des dunklen Feldes demonstriren; im hellen Felde lösen sich nach der Erhärtung nur einzelne bald derbere, bald feinere offenbar aus Dotterkörnern zusammengesetzte Fetzen ab, während jenes Häutchen um so weniger deutliche Dotterelemente enthält, als das Pigment stärker angesammelt ist *(Taf. II Fig. 22—24)*. Doch ist auch dort der Nachweis nicht schwer, dass es sich um eine künstliche Ablösung der äussersten Dotterrinde handelt. Dieses Häutchen kann aber auch an Durchschnittsbildern eine zwischen die Theilstücke des Dotters hineinwachsende Membran vortäuschen, und zwar trotzdem die Trennung aus der Mitte des Dotters gegen die Oberfläche vordringt. Auf diese Weise wird zuerst die tiefere dicke Pigmentschicht getheilt, während das Häutchen noch intakt erscheint; und ist die Scheidung bis zu letzterem vorgerückt, so dringt auch gleich zwischen die noch aneinander liegenden Grenzflächen einiges Pigment ein, welches freilich nur aus losen Körnern besteht, aber bei schwächeren Vergrösserungen wie eine Fortsetzung jenes Häutchens aussieht. Die Ränder der getheilten tieferen Pigmentschicht können natürlich zu beiden Seiten der Theilungsebene nicht so leicht sich ausbreiten, wie jene einzelnen Körner in der Spalte; sobald aber die zwei ersten Theilungen vollendet sind und die erste Spalte sich wirklich öffnet, setzt sich das Pigment von der äussern Fläche der Theilstücke auf die inneren ununter-

brochen aber in dünnerer Lage fort. Was nun den Faltenkranz betrifft, so dürfen die Falten schon desshalb nicht auf ein Häutchen bezogen werden, weil sie ebenso schnell vergehen, als sie entstanden, ohne dass ihre Ursache, die Einschnürung nachliesse. Es müsste denn ein solches Häutchen ein halbflüssiges sein. Jenes Faltenspiel ist nur der Ausdruck für die Ausgleichung an der Oberfläche des dickflüssigen Dotters, nachdem dieselbe in ihrer Ausdehnung irgendwie verändert worden; gleichwie etwa bei einem Stich in eine teigige Masse oder bei einer Einschnürung derselben Falten entstehen, die alsbald wieder verstreichen.

So vollzieht sich die erste Dottertheilung; die wirkliche Trennung wird aber erst später sichtbar, und zwar sobald die aneinanderliegenden Flächen bei den ferneren Theilungen von einander abgezogen werden. Gerade so wie die erste gehen alle weiteren Dottertheilungen vor sich; stets theilt sich zuerst der Lebenskeim des betreffenden Dotterstücks, dann erfolgt zwischen den neuentstandenen Keimen hindurch von innen nach aussen fortschreitend die Sonderung und im Anschlusse an dieselbe, gleichsam als ihr äusserer Ausdruck, die Furchung *(Taf. II Fig. 24. 25).* Stets erreicht die Sonderung die Oberfläche und bildet sich die Furche zuerst an der Stelle, welche den zwei Lebenskeimen am nächsten lag. Daher beginnen die Furchen bei den beiden ersten Theilungen und wohl überhaupt bei den meridionalen der oberen Halbkugel aussen und oben, bei den aequatorialen und den Theilungen der unteren Halbkugel meist innen. Aus der excentrischen Lage des ersten Lebenskeims und der daraus folgenden Vertheilung der spätern Keime in der Dotterkugel geht ferner hervor, warum die Dottertheilung am oberen Pole nicht nur am frühsten und regsten erfolgt, sondern dort auch viel kleinere Dotterstücke erzeugt als am untern Pole; ich verweise zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse auf meine Abbildungen. — Ueber die Reihenfolge und die Richtungen der fortlaufenden Theilungen brauche ich mich nicht auszulassen und will zu dem Bekannten nur eine kurze Bemerkung hinzufügen. Wenn man die Thatsache im Auge behält, dass die Theilungen nicht Akte der Dotterkugel als Ganzes betrachtet, sondern der Ausdruck für die fortlaufende Verkleinerung der einzelnen Theilstücke sind, so wird man auf die Regelmässigkeit und den Zusammenhang der in einen Akt zusammenfallenden Spaltungen überhaupt kein grosses Gewicht legen. Diese Anschauung dürfte aber an Klarheit gewinnen, wenn man weniger auf die äusserlich erscheinenden Furchen, als auf die Spaltungsflächen Rücksicht nimmt, deren Richtungen aus senkrechten Durchschnitten der Dotter-

kugel ersichtlich werden. In den drei ersten Akten verlaufen die Theilungen allerdings in drei senkrecht auf einander stehenden Ebenen; von da ab jedoch, so weit sie die Dotteroberfläche betreffen, in Flächen, welche für jedes Theilstück von aussen ohngefähr zum Durchschnittspunkte jener drei ersten Theilungen sich hinziehen, sodass also eine sogenannte Aequatorialtheilung, deren äusserer Ausdruck eine einzige fortlaufende Furche sein mag, das Ei auch nicht annähernd in einer Ebene spaltet, sondern eine aus mehren Facetten unter grösseren oder kleineren Winkeln zusammengesetzte Fläche bildet. Die senkrechten Durchschnitte solcher Spalten müssen daher als ungleiche Radien eines excentrischen Punktes der Dotterkugel erscheinen *(Taf. II Fig. 26).* Weiterhin kommen dazu noch die koncentrisch zur Dotteroberfläche verlaufenden Spaltungen, bis endlich die Theilung der kleineren Dotterstücke ganz regellos wird. — Schliesslich bemerke ich noch, dass die Furchung nicht nur dem äussern Scheine zuwider bloss eine Begleiterscheinung der eigentlichen Trennung ist, sondern nicht einmal bestehen bleibt; als Einsenkung der Dotteroberfläche und soweit sie nicht mit der klaffenden Mündung der Trennungsspalte verwechselt wird, ist dieselbe nur von kurzer Dauer *(Taf. II Fig. 22—25.)* Man verfolge eine Furche, z. B. die erste, an Durchschnittsbildern bis in die spätern Theilungsstadien, so wird man finden, dass sie anfangs ganz flach ist, dann sich rasch vertieft und verengt, darauf aber ganz beständig sich zurückbildet und endlich ganz verschwindet. An der relativ dicken Pigmentschicht, welche der Dotteroberfläche eigen ist, und deren Fortsetzungen ins Innere stets merklich schwächer sind, lassen sich jene Erscheinungen leicht verfolgen. Wenn die Furchen als die Ausgangsstellen einer von aussen nach innen verlaufenden Trennung angesehen werden, so ist jene Thatsache nicht recht verständlich.

Ich wende mich nun zu den Dotterstücken selbst. Aeusserlich sind die späteren kleineren Dotterstücke von den ersten grösseren nicht unterschieden; auch im Innern der Dotterkugel lassen sich zwischen den einzelnen Stücken durch geeignete Erhärtungsmittel Häutchen darstellen, welche aber gleich dem bei der ersten Theilung besprochenen nur Kunstprodukte sind. Als weiteren Beleg dafür führe ich noch an, dass ihre im Verhältniss zu einer Zellenhaut ausserordentliche Mächtigkeit sehr schnell mit der Grösse der Dotterstücke abnimmt und dass sie zu der Zeit, wo die letzteren sich in Embryonalzellen verwandeln, nicht mehr nachweisbar sind. — Im Innern der Dotterstücke vollziehen sich dagegen sowohl in der Dottermasse selbst, als auch an den Lebens-

keimen Veränderungen, welche eine fortlaufende allmähliche Umbildung und Entwickelung der Dotterstücke offenbaren, die äusserlich durch kein Merkmal angezeigt wird. Ich beginne mit den Lebenskeimen. Den ersten habe ich bereits beschrieben: er ist eine äusserst zarte, scheinbar homogene rundliche Masse inmitten einer koncentrischen Zone von feinkörniger Substanz, welche aber weder von jener ersteren noch von dem übrigen Dotter scharf getrennt ist *(Taf. I Fig. 17 a).* Ich beschrieb gleichfalls die Theilung dieses ersten Lebenskeims, so weit sie sich erforschen liess; seine Hälften entfernten sich von einander, indem sie durch ein dünnes Mittelstück verbunden blieben und nachdem dieses offenbar zerrissen, zogen sie sich zu selbstständigen Kügelchen zusammen. Im Anfange der Theilung mögen diese Hälften auch nach ihrer Masse als solche erscheinen, aber schon im Verlaufe der Trennung beginnen sie zu wachsen, sodass jede von ihnen nach erlangter Selbstständigkeit die Grösse des ersten Keimes erreicht. An den späteren jüngeren Lebenskeimen habe ich aber die Vermehrung genauer befolgen können als am ersten (vgl. *Taf. II Fig. 25).* Zuerst dehnt und streckt sich der kugelige Keim in einen kurzen Cylinder mit abgerundeten Enden aus, dessen Querdurchmesser viel kleiner ist, als der frühere Durchmesser der Kugel, sodass offenbar die Cylindergestalt nicht etwa durch einseitiges Wachsthum der Kugel, sondern durch Verschiebung ihrer Masse entstand. Solche Cylinder sind bisweilen leicht gekrümmt. Darauf beginnen ihre abgerundeten Enden zu wachsen und sich von einander zu entfernen, wodurch das kurze Mittelstück mehr oder weniger ausgezogen wird; ist es endlich in der Mitte durchgerissen, so ziehen die getrennten Hälften oder die neuentstandenen Lebenskeime die ihnen zugehörigen Zipfel des Mittelstücks an sich und werden kugelig. Bisweilen verwandelt sich die cylindrische Gestalt zuerst in eine bohnenförmige, d. h. das Wachsthum begünstigt nur mehr eine Seite der rundlichen Enden, bis endlich eine gleichmässige Anschwellung der letzteren eintritt. Meist rücken die neuentstandenen Lebenskeime auseinander, bevor sie kugelig geworden; hin und wieder aber erlangen sie die Kugelgestalt an derselben Stelle, wo die Enden des einfachen Cylinders lagen, und das noch wenig veränderte Mittelstück beweist, dass ihrer Entstehung nicht ein einfaches Auseinanderweichen der ursprünglichen Masse, sondern ein mit diesem Vorgange verbundenes, jene Enden bevorzugendes Wachsthum zu Grunde liegt. Die Masse aller Lebenskeime ist also in steter Zunahme begriffen, ohne dass jedoch die späteren die volle Grösse der ersten erreichen. Eine andere Vermehrung der Keime als die Verdoppelung habe ich nicht be-

obachtet; wenn sie vorkäme, würde sie natürlich einem andern Typus, als den ich beschrieb, folgen, wesshalb ich auch eine solche Variation für unwahrscheinlich halte. Eigenthümlich verhält sich während der Theilung der Lebenskeime die feinkörnige Masse, welche ich als einen Hof jener Keime beschrieb. Sie leitet jedenfalls die Bewegung nach zwei entgegengesetzten Richtungen ein; zuerst sammelt sie sich an zwei gegenüberliegenden Seiten des Keimes an und dann ziehen sich diese Ansammlungen in zwei Zipfel aus, welche durch den Keim von einander getrennt, die Richtung der darauffolgenden Streckung desselben angeben *(Taf. I Fig. 18*, *Taf. II Fig. 25)*. Die feinkörnige Masse theilt sich also vor dem Lebenskeim, und jede ihrer langgezogenen Hälften zieht den entsprechenden des Lebenskeimes voraus, bis endlich beide in ihrer Bewegung anhalten und wieder in der frühern Weise sich anordnen: der Lebenskeim in der Mitte, die feinkörnige Masse ringsherum. Aber der Inhalt der Lebenskeime verändert sich alsbald sehr wesentlich: nach der zweiten Dottertheilung erkennt man bei stärkeren Vergrösserungen, dass in der scheinbar homogenen Keimsubstanz eine wechselnde Anzahl runder, heller Körperchen aufgetreten ist — die K e r n k e i m e. Diese müssen sehr zart und weich sein, denn bei den späteren Keimtheilungen strecken sie sich zugleich mit den Keimhälften; ihre Grösse ist wechselnd von 3μ an, und offenbar vermehren sie sich noch stärker, als die Lebenskeimmasse selbst *(Taf. I Fig. 17 b*, *Fig. 18)*. — Es enthalten also die Dotterstücke von der zweiten Theilung an 1. als Centrum den Lebenskeim mit den Kernkeimen, 2. als die nächste Umgebung desselben und in ununterbrochenem Zusammenhange mit ihm eine Zone feinkörniger Dottersubstanz, 3. zu äusserst in überwiegender Menge die scheinbar noch unveränderte Dottermasse, Dottertäfelchen und körnige Zwischensubstanz. Im weiteren Verlaufe verändert sich das Massenverhältniss dieser Theile, indem die bereits umgebildete Dottersubstanz auf Kosten der unveränderten stetig zunimmt. Dabei kann man die Erzeugung von Kernkeimen als das nächste Ziel des ganzen Umbildungsprocesses, die Lebenskeime mit ihren Höfen als die Uebergangsstadien zwischen der unveränderten Dottermasse und den Kernkeimen ansehen. Während die letzteren sich ansehnlich vermehren und dabei die Substanz der Lebenskeime verbrauchen, fliessen diese und ihre Höfe in jedem Dotterstücke zu einer einzigen, zartgranulirten oder punktirten Masse zusammen, in deren Mitte die Kernkeime zuletzt als ein kompakter Haufen den Raum vollständig ausfüllen, welchen der unveränderte Lebenskeim eingenommen hätte *(Taf. I Fig. 17 c)*. Aber die Kern-

keimhaufen treten nicht nur räumlich an die Stelle der Lebenskeime, sondern übernehmen auch die Funktionen derselben; denn sie führen den Dottertheilungsprocess in der früheren Weise fort. Besonders deutlich ist dann die vorausgehende Theilung der punktirten Masse, welche aus der Verschmelzung des Lebenskeims und seines Hofes hervorging *(Taf. I Fig. 18)*. Wenn alsdann im Durchschnittsbilde die Kernkeimmassen noch an den relativ breiten hellen Streifen anstossen, welchen die Trennungslinie umfasst, so glaubt man bei schwächeren Vergrösserungen ein zusammenhängendes helles Kreuz zu sehen, welches erst bei genauerer Prüfung sich in die einzelnen Bestandtheile auflöst und erst nach dem Beginn der wirklichen Trennung zugleich mit jenem hellen Streifen sich zurückbildet *(Taf. II Fig. 27)*. Die Theilungen gehen aber während der Brombeerform des Dotters bisweilen so rasch vor sich, dass bevor die Kernkeimmassen in die ihnen vorausziehende feinkörnige Masse wieder eingerückt sind, diese letztere sich schon von neuem in einer bestimmten Richtung, welche gewöhnlich rechtwinklig von der vorhergehenden abweicht, zu strecken beginnt. Zur selben Zeit konnte ich noch einige weitere Einzelheiten im Innern der Dotterstücke erkennen. Wenn eins von ihnen eben vollendet war, so erschien die feinkörnige Masse gegen die Kernkeimmasse hin radiär gestreift; und ebenso erschienen an Durchschnittsbildern in den hellen Grenzstreifen, welche die Trennungslinien der sich theilenden Dotterstücke enthielten, zarte dunkle Linien, welche von der Trennungslinie aus nach beiden Seiten radiär gegen die Kernkeimmasse konvergirten *(Taf. I Fig. 18)*. Die beiderlei radiären Streifen oder Linien sehen aus wie die Falten eines auseinandergezogenen Gewebes. — Es ist klar, dass die Kernkeimmassen während ihrer ziemlich raschen Vermehrung und der damit verbundenen Dottertheilung bedeutend wachsen müssen; dieses Wachsthum geht höchst wahrscheinlich so vor sich, dass stets neue Kernkeime aus der formlosen feinkörnigen oder punktirten Masse entstehen und darauf sich an die schon bestehenden anlegen. Wenigstens habe ich kein Anzeichen für eine Vermehrung der Kernkeime durch Theilung gefunden. Immerhin ergibt sich aus einem Vergleiche der Dotterstücke aus verschiedenen Perioden der Dottertheilung, dass die feine Substanz, welche ihrer Zusammensetzung nach den früheren Lebenskeimen ohngefähr gleich kommt und, sowie diese nunmehr durch die Kernkeimhaufen vertreten werden, das eigentliche Uebergangsstadium darstellt, merklich verbraucht wird; und dass ferner die Masse der unveränderten Dottersubstanz ebenfalls abnimmt, was wohl nicht anders zu deuten sein wird,

als dass ein Theil der Punkte, Körner und Täfelchen sich in feinkörnige Substanz zum Ersatze der verbrauchten verwandele. Diese Umwandlung beruht offenbar auf einer allmählichen Schmelzung jener Elemente, welche im Eierstocksfollikel aus den feinsten Punkten heranwachsen; diese Annahme wird dadurch unterstützt, dass je schneller der Verbrauch und der Umbildungsprocess der Substanzen im Centrum der Dotterstücke im weiteren Verlaufe der Dottertheilung wird, um so undeutlicher und breiter die Grenzen zwischen der peripherischen grobgekörnten und der inneren feinen Dottersubstanz werden, indem die grösseren Elemente nach innen zu ganz allmählich durch Zwischenstufen in die feinsten Punkte übergehen. Dies halte ich nun im Vereine mit den übrigen Beobachtungen für einen klaren Beweis, dass die peripherische Dottermasse von innen heraus umgewandelt, dem Centrum assimilirt werde. Diese Umwandlung hält aber nicht durchaus Schritt mit dem innern Verbrauche, denn gegen das Ende des Dottertheilungsprocesses ist von der feinkörnigen Substanz nur noch so viel zu sehen, als etwa der fortlaufende Verbrauch des Centrums beträgt. Alsdann, d. h. ohngefähr zu der Zeit, wenn die äussere Zeichnung der Dottertheilung sich der deutlichen Beobachtung mit unbewaffnetem Auge zu entziehen beginnt, tritt auch eine wesentliche Umwandlung der Kernkeimhaufen ein; sie verschmelzen zu soliden Körperchen, welche anfangs einen unregelmässigen Umriss haben und während einiger Zeit in ihrem Innern eine netzförmige Zeichnung, die letzte Spur ihrer Zusammensetzung aus den einzelnen Kernkeimen bewahren, endlich aber scharf begrenzt, rund und ohne weitere Zeichnung fein granulirt, kurz — wirkliche Zellenkerne werden *(Taf. I Fig. 19).* Von da ab gestalten sich auch die Verhältnisse der Dottertheilung wesentlich anders, als zur Zeit, wo die Lebenskeime oder die Kernkeimhaufen die Centren der Dotterstücke bildeten. Die von gröberen Dotterelementen freie, feinkörnige, um die Kerne herum gelagerte Masse ist alsdann, wie schon bemerkt wurde, auf eine so schmale Zone reducirt, dass ihr Antheil an der Theilung nicht mehr wahrnehmbar ist. Die Kerne können bei der noch fortdauernden Vermehrung nicht mehr durch Apposition von aussen wachsen, da sie beständig einen scharfen Kontur besitzen und in der Umgebung weder Kernkeime noch andere Gebilde neu entstehen. Offenbar wachsen also die Kerne durch Aufsaugung, durch wirkliche Ernährung. Auch sieht man nichts mehr von einer die Theilung oder Vermehrung einleitenden Streckung der Kerne, sondern jener Vorgang erfolgt in ganz anderer Weise. An einer Stelle des Kernes entsteht ein kleiner Auswuchs, welcher

entweder regelmässig halbkugelig oder nach einer Seite unregelmässig vorragend sich entwickelt *(Taf. I Fig. 19)*. Mit der Grössenzunahme wächst auch seine Selbstständigkeit; wie er sich endlich vom Mutterkerne trennt, habe ich nicht gesehen, doch glaube ich, dass diese Ablösung so vor sich geht, dass die Ernährungsthätigkeit sich für beide Theile absondert und dadurch an der Stelle des Zusammenhangs ein indifferenter, lockerer Zustand erzeugt wird, welcher schon bei einer geringen Wachsthumsbewegung des einen Theils in Trennung übergehen kann. Natürlich lassen sich alle Stadien der Kernvermehrung nicht an dem gleichen bestimmten Orte verfolgen, wie bei der Theilung der Lebenskeime. Doch halte ich meine Deutung desshalb für richtig, weil die unsymmetrisch geformten (birn- und kolbenförmigen) Kerne, welche in der Mehrzahl vorhanden waren, unzweifelhaft als die Vorläufer der bisquit- und bohnenförmigen anzusehen sind, da die kleineren Auswüchse der ersteren kleiner waren als die gleichen Hälften der letzteren. Aus demselben Grunde halte ich auch dafür, dass die Vermehrung der Kerne wesentlich einem auf einer einzigen Seite überwiegenden Wachsthum entspringe, während bei der Theilung der Lebenskeime die beiden Enden auswachsen. Ich bemerke noch ganz besonders, dass ich Kerne, welche eine Sonderung in mehr als zwei Massen angedeutet hätten, nicht beobachtet habe, sodass ich die Möglichkeit solcher Befunde, wenn ich sie auch nicht durchaus läugnen kann, doch für sehr unwahrscheinlich halte.

Diese aus der Dottertheilung hervorgegangenen und sich noch immer weiter theilenden kernhaltigen Dotterstücke gehen in die Zusammensetzung der Embryonalanlagen ein und sollen alsdann bei veränderter Thätigkeit und Bedeutung den Namen „Embryonal- und Dotterzellen" führen. Wenn aber auch die Kernbildung für das einzelne Dotterstück den Uebergang aus dem einen Zustande in den anderen andeutet, kann sie doch für das ganze Ei zu einer bestimmten Grenzscheide zweier Entwickelungsstufen nicht dienen. Denn weder fällt mit ihr der Anfang der eigentlichen Embryonalbildung zusammen, noch erfolgt sie in allen Theilen des Eies zu gleicher Zeit: die in der Nähe des oberen Pols gelegenen Dotterstücke erreichen ihr Ziel weit früher als die tiefer befindlichen. Man kann daher keine bestimmte Zeit nennen, wann die einfache Dottertheilung aufhöre, um einer Vermehrung der Embryonal- und Dotterzellen Platz zu machen; sondern es lässt sich nur ganz im allgemeinen sagen, dass, bevor ein Theil des Dotters in die Zusammensetzung der ersten Embryonalanlagen, also der Keimschichten eingeht, der Dottertheilungs-

process in ihm zum Abschluss gekommen ist und die soweit fertigen Elemente einen neuen Abschnitt ihrer Entwickelung beginnen. Wenn es aber auch in der Natur der organischen Entwickelung liegt, dass die einzelnen Processe vielfach ineinander greifen, keiner rein, für sich allein, sondern schon neben den Keimen anderer Erscheinungen verläuft, so lassen sich immerhin die chronologischen Abschnitte der Entwickelungsgeschichte durch das Vorherrschen eines Bildungsvorganges bestimmen. Mag also schon während der ersten Dottertheilungen die Entwickelung der erst später zu betrachtenden Keimhöhle begonnen haben und mögen andererseits auch nach dem Erscheinen der ersten Embryonalzellen in andern Theilen des Eies noch Dottertheilungen fortdauern, so erscheint der Dottertheilungsprocess dennoch geeignet, eine erste Periode der Entwickelung zu kennzeichnen, insofern er das wesentliche Ereigniss darstellt, welches die volle Aufmerksamkeit des Beobachters fesselt, und neben welchem die unscheinbaren Anfänge anderer Erscheinungen in den Hintergrund treten. Die Betrachtung dieses Vorgangs schliesse ich aber dort, wo uns sein Wesen klar vor Augen liegt, er wenigstens in einem Theile des Eies seinen Zweck erreicht hat, die Elemente zu bilden, aus denen sich die Embryonalanlagen zusammensetzen, und nunmehr diese unser Interesse in Anspruch nehmen.

Kein Entwickelungsprocess ist wohl so geeignet, den Fortschritt in der Entwickelungsgeschichte der Batrachier zu bezeichnen, wie die Dottertheilung. Bei der Leichtigkeit, Batrachiereier in ihrer Entwickelung von der Befruchtung an zu verfolgen und bei der für Beobachtung und Untersuchung geeigneten Grösse dieser Eier konnte jener Vorgang der Aufmerksamkeit nicht lange entgehen; aus der Art und Weise, wie er untersucht wurde, lässt sich die Untersuchungsmethode bei allen übrigen Vorgängen erkennen, aus der Beachtung, die er fand, spricht das geringere oder grössere Bedürfniss, die Beobachtungen für eine allgemeinere Auffassung zu verwerthen. Die ersten Forscher begnügten sich mit der Beobachtung des unberührten Eies, da die Neuheit der äussern Erscheinung ihre Wissbegierde vollständig in Anspruch nahm; ihre Nachfolger suchten bereits den Zusammenhang der äussern Veränderungen im Innern des Eies zu verfolgen; die weitern Kenntnisse regten endlich die Frage nach der Bedeutung der Vorgänge an, überall aber entwickelte sich die ganze Lehre von der Entwickelung der Batrachier zugleich mit der

zunehmenden Vollkommenheit der Beobachtung und der sich stetig läuternden Auffassung der Dottertheilung.

Ich werde bei der Vergleichung aller einschlägigen Untersuchungen zuerst nur die einfachen Beobachtungen, in zweiter Reihe erst die verschiedenen Auffassungen anführen. — Was nun zuerst das Aeusserliche betrifft, so wurden zwei Typen des äussern, das Ei überziehenden Furchennetzes bekannt: nach Prévost und Dumas sollte es stets quadratische Maschen besitzen, nach v. Baer und Remak würde die zierliche Zeichnung nur durch Meridian- und Breitenkreise entworfen. Schultze (Nr. 52 S. 7. 8) löste den Widerspruch, indem er zeigte, dass sowohl beide Formen durch Verschiebungen und Gestaltveränderungen der einzelnen Dotterstücke in einander übergehen, als auch von Anfang an bald die eine, bald die andere ausschliesslich sich entwickeln könne. In der That wäre es bei den gegenwärtigen Kenntnissen von den Ursachen der Furchen und Theilungen wunderbar, wenn die Bewegungen der Centraltheile auch nur während der ersten Theilungen in absoluter Regelmässigkeit vor sich gingen. — Die Beobachtungen von Prévost und Dumas über die ersten Entwickelungsvorgänge des Eies gehen über das Bild der vergänglichen Furchen nicht hinaus; Rusconi machte aber schon einen Fortschritt, indem er nachwies, dass die Furchen bloss der äussere Ausdruck einer vollständigen Theilung des Dotters seien, und die Ursache der letzteren in einer innern Entwickelung vermuthete, welche er in den centralen Höhlen der Dotterstücke angedeutet fand. v. Baer vermochte trotz seiner geistvollen Auffassungsweise diese Thatsachen nicht zu vermehren; seine Nachfolger dagegen suchten um so mehr die Einzelheiten der Theilung und die Natur der Theilstücke zu erforschen, als nach der inzwischen erfolgten Entdeckung Schwanns der ganze Vorgang als Vorläufer der Embryonalentwickelung an Bedeutung und Interesse wesentlich gewonnen hatte. — Was nun den „Furchungsprocess" selbst betrifft, so folgen Bergmann, Cramer, Kölliker, Remak, Schultze und v. Bambecke im allgemeinen der schon v. Baer und Rusconi vorgetragenen Ansicht, dass die mit den Furchen beginnende Einschnürung des Dotters so lange von aussen nach innen fortschreite, bis seine Kontinuität in der Einschnürungsebene vollständig aufgehoben sei; Remak schreibt diese Abschnürung einer besonderen in den betreffenden Dottertheil koncentrisch hineinwachsenden Membran zu, welche Kölliker und Schultze ganz bestimmt läugnen. Ich habe nun gezeigt, dass diese gegenwärtig wohl allgemein verbreitete Ansicht, dass der Dotter sich

durch Ein- und Abschnürung theile*, eine irrige sei; die Furchen zeigen nur an, dass das Theilungsbestreben von innen bis an die Oberfläche gedrungen ist, entstehen, wie sich weiterhin ergeben wird, dadurch, dass die zähe Dottersubstanz der wirklichen Trennung anfangs widersteht und vergehen wieder, sobald die letztere wirklich eingetreten ist. Insofern sind die Furchen allerdings vergängliche Erscheinungen und nicht die Ausgangsstellen der Dottertheilung**. Ich brauche aber kaum hinzuzufügen, dass die damit ausgesprochene Uebereinstimmung mit den ähnlichen negativen Resultaten von Reichert und Vogt meine Darstellung der thatsächlichen Verhältnisse derjenigen dieser Forscher dennoch um nichts näher bringt. Reichert's irrige Auffassung habe ich bereits kurz gekennzeichnet; sie entsprang, wenigstens für das Batrachierei, nicht so sehr eingehenden, zusammenhängenden Beobachtungen, als einem Ueberwiegen der Reflexion, welche die einzelnen Erscheinungen zu einem Gesammtbilde gleichsam zusammensuchte. Vogt endlich geht auf den Standpunkt von Prévost und Dumas zurück, nur dass er die Dottertheilung, welche Jene gar nicht kannten, überhaupt in Abrede stellt. — Grösser als bei der Erforschung der Dottertheilung selbst war die Ausbeute meiner Vorgänger in der Untersuchung der innern Zustände des Dotters während jener Entwickelung. Bergmann entdeckte, wie es scheint ohne Kenntniss der Rusconi'schen Beobachtung über die innern Höhlen der Dotterstücke, an letzteren helle Flecke, welche er als den Ausdruck zellenkernartiger Gebilde nachweisen konnte. Diese Körperchen erklärte er nach dem Vorgange Vogt's für die im befruchteten Eie zerstreuten Keimflecke, welche während der Dottertheilung allmählich in den Dotterstücken vertheilt würden. Daneben erwähnte er übrigens auch die Möglichkeit, dass jene Kerne der Dotterstücke durch fortgesetzte Theilung aus einem einzigen hervorgingen. Diese letztere Auffassung, welche zuerst durch Untersuchungen über die Dottertheilung in Eiern niederer Thiere*** hervorgerufen war, machte Kölliker auch für die Batrachiereier geltend, da er in denselben eine Kernvermehrung durch eine „endogene" Bildung je zweier Kerne in einem vorherbestandenen zu beobachten glaubte. Ein besonderes Verdienst Kölliker's sehe ich aber darin, dass er

* Vgl. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen 5. Auflage 1867 Seite 26. 27.

** Desshalb muss ich auch die Ausdrücke „Furchungsprocess, Furchungskugeln oder -zellen" u. s. w. für die Dottertheilung, Dotterstücke u. s. w. als durchaus unpassende aufgeben.

*** Vgl. Bagge, Dissertatio inauguralis de evolutione strongyli auricularis 1841.

diese Vermehrung seiner Kerne zur Erklärung der Dottertheilung heranzog. Daraus, dass die erstere der Dottertheilung vorausgehe, und jedes neuentstandene Dotterstück je einen Kern enthalte, schloss er auf einen kausalen Zusammenhang beider Vorgänge, sodass jeder neugebildete Kern die Absonderung der ihn umgebenden Dottermasse von den Wirkungskreisen der andern Kerne bestimmte. — Da Reichert und Vogt von einer Dottertheilung überhaupt nichts wissen wollen, so passen auch ihre Mittheilungen über die innern Veränderungen des Dotters vor dem Auftreten der Embryonalanlage nicht recht in die Entwickelungsgeschichte der in Rede stehenden Lehre; ich verweise daher auf die im Anfange dieses Abschnitts gegebene Uebersicht jener Mittheilungen. Wenn Cramer es Jedem, der mit der betreffenden Literatur vertraut ist, zu beurtheilen überlässt, worin seine Darstellung von derjenigen seiner Vorgänger abweiche (Nr. 34 S. 34), so muss ich mich dahin aussprechen, dass er, abgesehen von der Deutung des Beobachteten, nichts vorbrachte, was nicht schon von Bergmann, Reichert und Vogt mitgetheilt worden war, dagegen Kölliker's Arbeiten gar nicht kannte. Remak gelang es, die Theilung der in den Dotterstücken enthaltenen hellen Flecke, nach seiner Ansicht also der Kerne, thatsächlich selbst am lebenden Eie und zwar, wie es schon Kölliker behauptete, als eine beständig der Dottertheilung vorausgehende Erscheinung zu beobachten; über den Kausalzusammenhang beider Erscheinungen sprach er sich nicht aus. Gleich Kölliker machte Remak seine Beobachtungen zunächst an den kleinen Dotterstücken, und es galt nun, die schwierige Frage, welche auch Kölliker mit Stillschweigen übergangen, nämlich die nach dem Ursprunge der frühern Kerne zu lösen. Remak leitet alle Kerne von einer weiten Höhle ab, welche durch Theilung nach dem bekannten Schema in immer kleinere übergehe; diese bekämen endlich eine Membran und würden dadurch zu den bekannten Kernen. Jene erste Höhle, welche von einer grauen Masse umgeben sei, hält Remak für den frühern Aufenthaltsort des Keimbläschens, welchen schon v. Baer irrthümlicherweise nebst einem davon ausgehenden und am obern Pole ausmündenden Kanale im befruchteten Eie bestehen liess. Wenn ich die Masse von der Höhle des Keimbläschens (bis 500 μ breit) und von meinem ersten Lebenskeim (30 μ breit) vergleiche, wenn ich jene Höhle bereits im Eierstocke verschwinden, den Lebenskeim aber erst einige Zeit nach der Befruchtung als solide Masse erscheinen sehe; kurz — wenn ich alle meine Beobachtungen mit denen Remak's vergleiche, so darf ich wohl behaupten, dass er sich arg getäuscht und weder die ersten Lebenskeime, noch ihren Uebergang

in die spätern gesehen habe. Wenn ich aber einem Forscher den Vorwurf mache, dass er Höhlen, welche dem blossen Auge sichtbar sein müssten, an Stellen beschreibt, wo sich nur eine solide Masse befindet, so glaube ich die Pflicht zu haben, Alles, was zur Erklärung eines so auffallenden Irrthums dienen kann, mitzutheilen. Spaltet man, sowie es Remak offenbar that, die gehärteten Eier und betrachtet die Hälften oder kleinern Theile bei 15—20facher Vergrösserung und auffallendem Lichte (vgl. Nr. 40 S. XXVIII. XXIX), so lassen sich allerdings so zarte Gebilde, wie die ersten Lebenskeime, nicht erkennen, aber man kann an ihrer Stelle unter Umständen scheinbar regelmässige und doch durch die Präparation hervorgebrachte weite Höhlen sehen. Ich habe bereits darauf hingewiesen, wie der von mir sogenannte Dotterkern an erhärteten Eiern leicht herausfällt; er hat auch ziemlich genau die Grösse von der Höhle des Keimbläschens und liegt bald im Centrum, bald in der Nähe desselben oder endlich unter dem oberen Pole, was durchaus damit übereinstimmt, was Remak von der ersten Kernhöhle aussagt (Nr. 40 S. 137). Während der ersten Theilungen der Lebenskeime sind dielben von grösseren Höfen feinkörniger heller Masse umgeben als später; indem diese Höfe bei der Präparation sich von der übrigen Dottermasse ablösen und entweder ebenso wie der Dotterkern mit den eingeschlossenen Keimen herausfallen oder geschrumpft zur Seite gedrängt werden, lassen sie einfache oder doppelte aber kleinere Höhlen als die erste zurück, was wiederum durchaus der Beschreibung Remak's entspricht (*Tafel II Fig. 26. 27*). Endlich verweise ich auch noch auf die von mir beschriebenen dunklen Ringe, welche an Durchschnitten die Lebenskeime und ihre Höfe umkreisen und nach Remak unmittelbar die Höhlen begrenzen sollen (Kernmasse — Remak). Nach diesen Vergleichen scheint es mir unzweifelhaft, dass Remak jene künstlichen Höhlen für den Ursprung der Kerne gehalten hat. Jedenfalls sah er die Lebenskeime nicht, und ich kann noch hinzufügen, dass er die centralen Gebilde der Dotterstücke auch in den späteren Stadien falsch gedeutet hat. Die helle Flecke, welche man am unversehrten oder am aufgebrochenen gehärteten Eie sieht, entsprechen nicht den Lebenskeimen oder den sie später vertretenden Kernkeimen allein, sondern diesen sammt der feinkörnigen hellen Umgebung; Remak kennt diese Höfe nicht, giebt aber die Grösse seiner Flecke oder Kerne auf $^1/_{80}$ Linien $=28\mu$ und darüber an (Nr. 40 S. 138), während meine Messungen dieselbe Grösse für die Höfe, für die Kernkeimmassen aber höchstens 18μ ergeben. Dagegen nimmt er später (auf der achten Furchungsstufe) in seinen Kernen je 1 oder 2 Kernkörperchen wahr, zu einer Zeit, wo die losen oder schon kom-

pakten Massen der Kernkeime die Stelle der Lebenskeime einnehmen. Meiner Ansicht nach hat also Remak die sich entwickelnden Kerne erst ziemlich spät (auf der achten Stufe) zu Gesicht bekommen und für Kernkörperchen, dagegen die hellen um dieselben gelegenen Höfe für die eigentlichen Kerne gehalten. Erst in jenen Stadien der Dottertheilung, wo die Höfe verschwinden, konnte Remak die Kernkeimmassen als unmittelbare Vorläufer der späteren Zellenkerne erkennen; er beschreibt diese Massen als Bläschen, welche mit einigen oder mehren Körperchen angefüllt waren. Da dieser, wie aus meiner Beschreibung hervorgeht, einigermaassen richtige Befund in Remak's vorher erworbene Ansicht von den Kernen nicht hineinpasste, so erklärte er ihn folgendermassen. Die Kerne seien in mehrfacher Theilung durch die einschnürende Membran begriffen gewesen, aber durch die angewandten Mittel die letztere aus den Furchen oder Spalten herausgezogen worden; so entstehe das Bild der in einen gemeinsamen Raum eingeschlossenen kleinen Körperchen (Nr. 40 S. 138. 139). Noch hat aber niemand ein kleines Dotterstück — denn um solche kann es sich nur handeln — mit sechs und mehr auseinandergetretenen Kernen oder gar in der beginnenden Theilung in sechs und mehr Stücke gesehen. Jene Annahme Remak's hat also durchaus keinen Boden; was er für die Theilstücke des Kernes genommen, sind nur die von mir beschriebenen noch unverschmolzenen Kernkeime. So kann ich denn meine Kritik der Beobachtungen dieses Forschers über die Kerne während der Dottertheilung damit schliessen, dass er die einzigen kernartigen Theile der Dotterstücke, nämlich zuerst die Lebenskeime, später die Haufen von Kernkeimen nirgends als solche erkannte, und erst gegen das Ende jenes Vorgangs die Massen der Kernkeime wahrnahm, aber auch dort in Rücksicht auf seine irrigen Voraussetzungen das ganz naturgemässe Detail für ein Kunstprodukt erklären musste. — Es liegt nun durchaus kein Grund zur Annahme vor, dass die Vorgänger Remak's: Bergmann, Kölliker, Cramer in ihren viel beschränkteren Untersuchungen glücklicher gewesen wären, als jener Forscher: für sie alle sind die äusserlich durchscheinenden Flecke das Bild wirklicher Kerne, deren Ursprung sie nicht kennen und welche sie irrthümlicherweise einfach in die Zellenkerne übergehen lassen. Namentlich hatte Kölliker in Missdeutung und Verwechselung der Lebens- und Kernkeime schon vor Remak die endogene Vermehrung der Kerne und Kernkörperchen der „Furchungskugeln" gelehrt. Und seit Remak's Zeit hat sich in der Sache nichts geändert. Ich brauche nur auf die schon citirte Stelle aus Kölliker's Entwickelungsgeschichte zu verweisen, um klar zu stellen, dass seine gleichfalls ange-

führte Darstellung der Dottertheilung nur eine schematische Aufzeichnung ist, welche für die Wirbelthiere nur den analogen, aber auch noch nicht genügend erforschten Vorgängen in den Eiern niederer Thiere entnommen ist. — Doch darf ich v. Bambecke nicht unerwähnt lassen, da er der einzige Forscher ist, welcher vor mir einen ersten Kern im befruchteten Batrachierei gesehen haben will. Wenn man aber überlegt, dass er denselben mit der Höhle des Keimbläschens vergleicht (Nr. 63 S. 21) und neuerdings ihm jeden Antheil an der Dottertheilung abspricht, weil er ausserhalb, zur Seite der Furchungsebene liege (Nr. 71 S. 64), endlich die Möglichkeit erwähnt, die eigentlichen nuclei der Dotterstücke von ganz anderen Bildungen abzuleiten (Nr. 71 S. 70), so darf ich annehmen, dass die von v. Bambecke beschriebenen hellen Kerne allenfalls meinem Dotterkerne, aber durchaus nicht meinem ersten Lebenskeime entsprechen.

Ich schliesse nun die Vergleichung der von meinen Vorgängern und von mir über die Dottertheilung mitgetheilten Beobachtungen und wende mich zu den allgemeineren Betrachtungen, welche jene merkwürdige Erscheinung hervorrief. — Alle Embryologen von Rusconi an (mit Ausnahme von Reichert) stimmen darin überein, dass die letzten Produkte der Dottertheilung die Elementartheile für den künftigen Organismus, dessen Organe und Gewebe seien; seit Schwann in jenen Elementen Zellen kennen lehrte, entstand aber die weitere Frage, wann und wodurch die Dottertheile den Zellencharakter erlangen. Es ist natürlich, dass gleich nach dem Bekanntwerden der Schwann'schen Theorie, welche in der Bildungsgeschichte der Zellen die formale Arbeit, die Herstellung der für integrirend gehaltenen Formenbestandtheile einer Zelle betonte, auch die Dottertheilung von demselben Gesichtspunkte aus beurtheilt wurde. Bergmann, Vogt* und Cramer sehen daher die Bedeutung der letzteren darin, dass die gleich anfangs für eine grosse Anzahl von Zellen fertig gegebenen Bestandtheile, nämlich die Dotterkugel und die Kerne** oder Keim-

* Vogt kann man immerhin neben Bergmann und Cramer stellen, wenn man annimmt, dass er die spätere Fortsetzung der Dottertheilung übersehen hat; wie denn auch schon Bergmann ausspricht, dass „Vogts Dotterzellenbildung durchaus nichts als eine Spaltung mit Verdichtung der Grenzflächen ist“ (Nr 27 S. 99). Reichert dagegen kann ich hier nicht wohl berücksichtigen; denn nach seiner Ansicht entstehen die bleibenden Embryonalzellen erst nachdem der Furchungsprocess, der nur momentan bestehende Zellen erzeuge, sein Ende gefunden.

** Wenn auch Bergmann die Identität der hellen Körper in den Dotterstücken und der Kerne in den Embryonalzellen anfangs bezweifelte, so gab er sie doch später im wesentlichen zu, nachdem er erkannt zu haben glaubte, dass jene Körper die Rolle von Zellenkernen spielten.

flecke auf eine wunderbare Weise so vertheilt und angeordnet würden, dass endlich jeder Kern in eine besondere Dotterportion gelange. So äussert Bergmann: „So möchten also die Keimflecke, wo sie mehrfach vorhanden sind, nach der Befruchtung die Metamorphose des Dotters einleiten, indem sie sich darin verbreiten, die Spaltung bewirken, welche fortschreitend in deutlicher Zellenbildung endigt. Die erst entstandenen Theile müssen mehrere Kerne enthalten, die späteren immer weniger, zuletzt müssen Kerne nachgebildet werden.“ (Nr. 27. S. 94). Wie nun Bergmann jene hypothetische Wirkung sich vorstellt, wie die zahlreichen im Dotter regellos zerstreuten Kerne eine fortlaufende Halbirung der ganzen Masse hervorrufen sollen, sodass zuletzt jedes Stück richtig seinen eigenen Kern hat, bleibt durchaus räthselhaft. Wenn die Kerne die Fähigkeit besässen, die sie umgebende Masse zu einer Zelle zu gruppiren, zusammenzuziehen („Bildung um ein Vorhandenes, welches dadurch Zelleninhalt wird“), so müsste der Dotter von Anfang an in einkernige Stücke zerfallen. — Dieser Schwierigkeit der Vorstellung glauben Vogt und Cramer durch eine scheinbar unbefangenere Anschauung zu entgehen. Nach Vogt erwirbt der Dotter nach vorausgegangener Furchung die Eigenschaft, Bläschen, eben die Zellen, zu bilden, welche bei ihrer Entstehung einen oder einige von den zerstreuten Keimflecken einschliessen können; ist dies zufälligerweise nicht geschehen, so wird ein Kern nachgebildet. Cramer lässt die Dotterkugel nach der Befruchtung eine eigene Membran bilden und dadurch zu einer Zelle werden, welche die Bestandtheile zu Hunderten von anderen Zellen in sich beherbergt und eigentlich nur daraus besteht. Die wohlgeordnete Vertheilung dieses Inhalts in eine Menge gleichartiger Zellen mit je einem Kerne überlässt Cramer dem als Thatsache allerdings feststehenden Process der Dotterzerklüftung. Scheinbar also halten sich Vogt und Cramer nur an Thatsachen, ohne zu deren Erklärung sich in Hypothesen zu verlieren; sie geben scheinbar nur das Beobachtete wieder, wobei der eventuelle Irrthum den Anspruch einer objektiven Forschung nicht beeinträchtigen sollte. Dies beruht aber auf einer Täuschung. Denn die Beobachtungen in der Entwickelungsgeschichte verhalten sich wesentlich anders, als in den anatomischen Disciplinen. In der Entwickelungsgeschichte gilt die einzelne Wahrnehmung an sich gar nichts, sondern nur als Glied im ununterbrochenen Kausalzusammenhange des Vorhergehenden und Nachfolgenden; jedes Resultat ist dort eine Kombination von Wahrnehmungen, und an die unkritische Zusammenstellung unsicherer Thatsachen ist unter allen Umständen die Hypothese ihres Zusammenhanges geknüpft, sodass ein solches Verfahren um nichts entschuld-

barer ist, als ein ungenügend, auf blosse Voraussetzungen gegründeter Schluss. Wenn z. B. Bergmann sich dieses letzteren Fehlers schuldig machte, indem er die Dottertheilung von den zerstreuten Keimflecken abhängen lässt, ohne dass irgend ein Zeichen dafür spräche, so ist die Beobachtungsweise Vogts nicht exakter, welcher die im Fluge* gesammelten Beobachtungen, wenn sie einander und andern Erfahrungen noch so sehr widersprachen, gar nicht in Zusammenhang zu bringen sucht, sondern ohne nähere Prüfung als Thatsachen hinstellt, für deren Erklärung die Natur verantwortlich gemacht wird. — Einen wesentlichen Fortschritt in der Deutung der Dottertheilung bekunden die Darstellungen Remak's, Kölliker's und Schultze's, besonders da sie sich auf bessere Beobachtungen stützen. Mochte ihre Anschauung auch im wichtigeren Theile sich bloss auf Analogien stützen, im Einzelnen ungenau sein, so konnte doch mit Recht als Thatsache hingestellt werden, dass die Theilungen des Dotters von den vorausgehenden Theilungen der einzelnen Kerne, wofür die centralen Gebilde gehalten wurden, abhängig seien. Aber bei der weiteren Beurtheilung traten die Folgen der Ungenauigkeiten und Lücken der Untersuchung zu Tage: es wird schematisirt, die ersten Theilstücke des Dotters werden qualitativ den letzten, den Embryonalzellen gleichgestellt, und der ganze Process, gleichsam alles Wunderbaren entkleidet, erscheint zuletzt als eine einfache Zellenvermehrung durch fortschreitende Theilung (Nr. 48. S. 30. Nr. 52. S. 9). Dass die Dotterkugel vor dem Erscheinen der ersten Furche eine Zelle sein muss, ist unter solchen Umständen selbstverständlich; dies konnte aber um so weniger befremden, als das Ei schon ohnehin für eine Zelle galt, und dass ihr erster Kern, das Keimbläschen, einem andern Platz machte, wurde, wie es scheint, als eine untergeordnete Thatsache hingenommen**. Die Irrthümer dieser Anschauung mögen vielleicht an sich, d. h. insofern für Zellen erklärt wird, was

* Vgl. Nr. 26. S. VII.

** Haeckel meint: „Wenn die von den meisten Embryologen noch gegenwärtig behauptete Thatsache wirklich richtig ist, dass in dem ersten Entwickelungsstadium des thierischen Eies gewöhnlich das Keimbläschen oder der Eikern nicht unmittelbar in die beiden Kerne der zwei ersten Furchungskugeln sich spaltet, sondern vielmehr in dem Plasma (Dotter) der Eizelle sich vorher auflöst, so wird diese letztere dadurch zur Cytode, und wenn sie durch Neubildung eines neuen Kernes im Plasma wiederum zur Zelle wird, so müssen wir diesen Vorgang zweifelsohne als eine „Entstehung einer Zelle aus einer Cytode durch Differenzirung von Plasma und Kern“ ansehen“ (Nr. 100 Bd. II. S. 116. 117). Und neuerdings will derselbe Schriftsteller diesen seiner Ansicht nach noch immer unerwiesenen Vorgang, wenn er sich bestätigen sollte, als „Rückschlag der kernhaltigen Eizelle in das kernlose Cytodenstadium eines einfachen Moneres deuten“ (Nr. 101 S. 144). Zu solch unerhörten, alle Erfahrung über den Haufen werfenden Behauptungen kann die Neigung zum Schematisiren führen

diese Bezeichnung nicht verdient, nicht grösser und nicht schlimmer erscheinen als andere, die gelegentlich bemerkt und zurechtgestellt werden; ja es ist möglich, dass ich, meine Vorgänger kritisirend, meinen Nachfolgern die Gelegenheit zu ähnlichen Ausstellungen biete. Aber wichtig erscheint jene irrthümliche Anschauung in ihren Folgen; sie gab den Anstoss zu einer Reform der früheren Zellentheorie und ist noch heutigen Tages die Grundlage für die Lehre von der Neubildung und Fortpflanzung der Zelle, welche in der Zellentheilung zusammenfallen sollen. Diese Rücksicht verlangte sowohl die genaueste Nachuntersuchung über den „Furchungsprocess" als auch eine eingehende Kritik der Deutungen desselben. Ich komme hierbei zunächst auf einen Punkt zu sprechen, den ich bei meiner Definition der Zelle im vorigen Abschnitte ganz überging und weiterhin nur angedeutet habe. Ich meine die Art und Weise, wie die Zelle und ihr Leben von den Anatomen und Physiologen betrachtet wurde.

Wie es vor Schwann's wichtigen Entdeckungen um die Histiologie aussah, ist bekannt. (vgl. Henle allgemeine Anatomie, S. 121 und flg.). Anfangs suchte man die Einheit, welche das Gewirr der so sehr verschieden erscheinenden Gewebstheile zusammenfasste, nur in atomistischen Theorien. Aber je weniger Zusammenhang dieselben mit der Erfahrung hatten, desto mehr wandte sich die exakt sein wollende Forschung von ihnen ab und verlangte Auskunft nur von der greifbaren Erscheinung. So sammelten sich denn die einzelnen Erfahrungen über thierische Zellen an, bis es Schwann gelang, dieselben als die Grundlage aller Gewebe, als die eigentlichen Formelemente des ganzen Organismus nachzuweisen. Nun konnte die Empirie triumphiren, sie stand ganz auf eigenen Füssen, in einfachster Weise lösten sich die früheren Räthsel, indem die ganze Mannigfaltigkeit der Erscheinungen und Wirkungen im Organismus sich zurückführen liess auf die grosse Bildsamkeit eines höchst einfachen Elements, der Zelle. Die ganze ungeheure Arbeit, welche bis zum heutigen Tage sich an die Entdeckung Schwann's knüpft, hat im Grunde nur das eine Ziel gehabt, die von jenem Forscher entworfene Skizze weiter auszuführen, die Form- und Lebenseinheit des Ganzen in einer solchen scheinbar leicht fassbaren Einheit der Theile zu finden. Aber sowie bei der Betrachtung der mannigfaltigen Formen und Wirkungen, welche in dem Organismus zu einem harmonischen Ganzen verbunden erschienen, sich die Forderung herausstellte, ein einfachstes Element zu finden, so knüpfte sich an die Auflösung dieser Frage die weitere, wie finden sich diese zahllosen gleichartigen Elemente zusammen, worin liegt die Erklärung für ihr gemeinsames Wirken? — Ich brauche die Antwort kaum an-

zudeuten; sie war in der bezeichneten Entwickelung der Wissenschaft gleichsam schon vorgeschrieben. Was im einzelnen Theile galt, musste sich auch für das Ganze bestätigen, der Organismus musste aus einem greifbar Einfachsten, aus einer Zelle hervorgehen. SCHWANN hatte schon die Vermuthung ausgesprochen, dass das Ei eine Zelle sei, und damit auf die Kontinuität der organischen Formen, des organischen Lebens hingewiesen. Aber er war zu unbefangen, um in der Theorie, welche von ihm erst ausging, schon Meister zu sein; es fiel ihm nicht ein, jene Kontinuität, welche er im grossen, für den ganzen Organismus anzunehmen geneigt war, auch für die Elemente des letzteren zu fordern; seine Zellen entwickelten sich selbstständig aus formlosen, homogenen Grundsubstanzen. Diese Ansicht entsprach aber durchaus nicht der Richtung, in welcher sich die Wissenschaft fortbewegte; sie musste aufgegeben werden, und ich wage es auszusprechen, dass, wenn REMAK, VIRCHOW und KÖLLIKER die genannte Kontinuität auch für die einzelnen Zellen nachzuweisen nicht versucht hätten, ganz gewiss Andere sich dieser Arbeit unterzogen haben würden. Denn es wäre thöricht, läugnen zu wollen, dass auch die sogenannten exakten Wissenschaften eine eigenthümliche Entwickelungsgeschichte haben, welche nicht von dem einzelnen Forscher willkürlich bestimmt und abgeändert wird, sondern für jeden Zeitraum von dem vorausgegangenen ihre Richtung erhält, in welcher die Erkenntniss gefördert, aber auch mancher gute Keim durch die beigesellten Irrthümer einseitig verbildet wird. Die unfruchtbaren Phantasien, welche die Naturwissenschaft von jeder allgemeinen Auffassung zurückschreckten, riefen das Streben hervor, die Erkenntniss der individuellen Einheit, welche sich als Ganzes dem empirischen Griffe entzog, in den Theilen zu suchen. Die Zellen erschienen als die letzten organisirten Formelemente aller Körpertheile und als solche die eigentlichen und einzigen Träger jener formalen Einheit; und sollte dieselbe vollständig sein, so war der Nachweis unerlässlich, dass jene Elemente in unmittelbarem genetischen Zusammenhange standen, sowie alle Organisation in letzter Instanz nur auf solche zurückführbar erschien. Nun — Suchen und Finden gingen Hand in Hand und bald stand der Satz scheinbar unerschütterlich fest: omnis cellula e cellula und konnte REMAK jenen schon citirten Ausspruch thun, „dass sämmtliche im entwickelten Zustande vorhandenen Zellen oder Aequivalente von Zellen durch eine fortschreitende Gliederung der Eizelle in morphologisch ähnliche Elemente entstehen, und dass die in einer embryonischen Organ-Anlage enthaltenen Zellen, so gering auch ihre Zahl sein mag,

dennoch die ausschliessliche, ungegliederte Anlage für sämmtliche Formbestandtheile der späteren Organe enthalten" (Nr. 40 S. 140).

So hatten die Schwierigkeiten, einen Organismus bloss aus dem Ganzen zu erklären, zur analytischen Methode geführt, welche durch die SCHWANN'sche Entdeckung in ihrer Berechtigung glänzend bestätigt, bald zur ausschliesslichen Herrschaft in Untersuchung und Anschauung kam. Denn wenn man im ganzen Organismus nur noch die Formelemente berücksichtigte, so musste für die letzteren die gleiche Anschauungsweise Platz greifen, die morphologische Auffassung einseitig überwiegen. Dies erhellt wohl am besten aus den Definitionen und aus der Art, wie dieselben verwerthet werden. Die Unterschiede, ob die Zellen als Bläschen mit Hülle, Inhalt und Kern (KÖLLIKER) oder als kernhaltige Protoplasmaklümpchen (M. SCHULTZE) oder endlich die niedersten Organismen als einfache Protoplasmaklümpchen (BRÜCKE, HAECKEL) bezeichnet werden, sind zunächst gleichgültig gegenüber der Thatsache, dass jene Begriffe alle gleicherweise bloss morphologischer Natur sind, sich nur auf die äussere Erscheinung, auf die Theile des Elementarorganismus oder, wo die Differenzirung ganz wegfällt, sich ebenso einseitig auf physikalische Merkmale seines Stoffes, eben des Protoplasmas beziehen. In einem rein anatomischen Handbuche mögen jene Definitionen unter Umständen auch unangefochten stehen bleiben. Aber es fiel, offenbar unter dem Einflusse der herrschenden Ideen, allmählich die Unterscheidung zwischen dem morphologisch-physikalischen Begriffe und der allgemeinen Definition einer Zelle, eines Elementarorganismus ganz weg, und jener trat in alle Rechte der letzteren ein*. Ich habe bereits bei der Betrachtung des unbefruchteten Eies ausgeführt, dass der direkte Nachweis des Lebens aus einem offenbaren Stoffwechsel nur dann erlassen werden kann, wenn bei der vollkommenen Uebereinstimmung der morphologischen und physikalischen Merkmale des betreffenden Körpers mit denen anerkannter Organismen sein Leben nicht nur möglich erscheint, sondern die Annahme desselben durch wichtige Analogien, z. B. der Genese, der weiteren Entwickelung, gefordert wird. Nun entschieden sich aber die Embryologen bald nach der Einführung der Zellentheorie für die Zellennatur der aus der Dottertheilung hervorgehenden

* Es ist mir nur eine einzige Ausnahme bekannt, wo der genannte Unterschied klar hervorgehoben wird. LEYDIG sagt in seinem „Lehrbuche der Histologie" S. 9: „Zellen sind die kleinsten organischen Körper, welche eine wirksame Mitte besitzen, die alle Theile auf sich selber und ihr Bedürfniss bezieht." „Zum morphologischen Begriff einer Zelle gehört eine mehr oder minder weiche Substanz, ursprünglich der Kugelgestalt sich nähernd, die einen centralen Körper einschliesst, welcher Kern (Nucleus) heisst."

Dotterstücke, ohne nach irgend einer Lebenserscheinung zu fragen, bloss auf die oberflächlichste äussere Aehnlichkeit hin; den meisten von ihnen genügte schon der Nachweis einer Membran an jenen Dotterstücken, um sie für Zellen zu erklären (Reichert, Vogt, Cramer, Remak, Leuckart). Und später gab man sich durchaus nicht die Mühe, auch nur die Formbestandtheile der vermeintlichen Zellen, soweit sie nur ganz ungenau oder gar nicht bekannt waren, wie die ersten „Kerne", zu konstatiren. Die Zellennatur aller Dotterstücke musste ja eigentlich selbstverständlich sein, da sie offenbar aus protoplasmatischem Stoffe bestanden. Gehört aber wirklich zum Wesen eines Elementarorganismus nur eine gewisse Portion Protoplasma, dann kann allerdings auch dem unbefruchteten protoplasmatischen Dotter z. B. eines Batrachiereies die Bezeichnung eines Organismus nicht abgesprochen werden. Daran könnte man dann die Lebensgeschichte eines Protoplasmaklümpchens studiren: es entsteht und erscheint als ein von einer Drüse abgesonderter ungeformter und unorganisirter Stoff, wächst durch Apposition und sobald diese aufhört, geht es unter allen Umständen im Eierstocke oder im Wasser in Zersetzung über. Dies wäre also ein Organismus, der niemals eine Lebenserscheinung äussert; und folgerichtig wäre zwischen der Zersetzung eines solchen Dotterprotoplasmas und der Entwickelung des befruchteten nur ein gradueller Unterschied, d. h. der bisher bestandene Begriff des Lebens wäre fernerhin nicht nur überflüssig, sondern nicht einmal statthaft. — Ich glaube, dass die Unfähigkeit des morphologischen Begriffes, eine allgemeine Definition zu vertreten, aus den beispielsweise angeführten Konsequenzen genügend erhellt, und dass ich daher berechtigt bin, die Beweise für die Zellennatur des befruchteten Dotters im Ganzen und in seinen Theilstücken für ungenügend zu erklären. In Folgendem will ich aber zu erläutern versuchen, zu welchen Ansichten ich bei der Betrachtung des sich theilenden Dotters gekommen bin.

Für die Dottermasse des befruchteten Eies gilt dasselbe, was ich schon für diejenige des unbefruchteten Eies nachwies, dass dieselbe weder zum Theil noch im ganzen eine Zelle, ein lebendiger Organismus sei. Allerdings ist die erstere durch die Befruchtung entwickelungsfähig geworden, hat die Bedingungen gewonnen, um nach einer Reihe von Umbildungen Lebensformen in sich zu erzeugen und endlich ganz in solche überzugehen. Aber bevor dieses Ziel erreicht ist und zunächst während der Dottertheilung sind sowohl die ganze Dotterkugel als die einzelnen Dotterstücke leblose Uebergangsstufen von dem unorganisirten Stoffe zu einem wirklichen Organismus. Dieses lässt sich am einfach-

sten durch den Mangel einer Ernährung des Dotters erweisen. Freilich suchte schon v. Baer die Thatsache, dass die Dotterkugel während ihrer Zerklüftung an Umfang zunimmt, aus einer Art von Ernährung derselben zu erklären. Nachdem aber bereits Rusconi nachgewiesen, was ich bestätigen kann, dass die von ihren Gallerthüllen entblössten Froscheier in destillirtem Wasser sich ungestört entwickeln (Nr. 23 S. 191), so scheint es mir unnöthig noch weiter nach Beweisen gegen die Ernährung des sich entwickelnden Dotters zu suchen. Die Zunahme seines Volumens erklärt sich aber theilweise aus der Aufsaugung von Wasser in die Dottermasse selbst, theils aus der Bildung von mit Flüssigkeit gefüllten Räumen zwischen den Dotterstücken (die Zerklüftungsspalten und die Keimhöhle). Wenn also den ganzen Dotterstücken eine Ernährung abgesprochen werden muss, so dürfte von einem Leben derselben nicht mehr die Rede sein. Die mit ihrer Selbsttheilung verbundenen Bewegungserscheinungen sind freilich aus einem Lebensakte des Protoplasmas erklärt worden (Nr. 79 S. 41); aber sobald der Mangel eines Stoffwechsels nachgewiesen ist, so erscheint die Kontraktilität des Dotters als dieselbe physikalische Eigenschaft, wie sie vielen anorganischen und organischen Körpern zukommt und bei gewissen Reizen (Wärme, Feuchtigkeit, Elektricität etc.) sich äussert, ohne die materielle Zusammensetzung der Körper zu verändern. Ich glaube zudem auf eine rein mechanische Erklärung jener Zusammenziehungen des Dotters um so mehr Gewicht legen zu müssen, als eine solche mit allen betreffenden Beobachtungen durchaus im Einklange steht, während dagegen die einzige sicher und genau zu erforschende lebendige Selbsttheilung, nämlich an den Zellenkernen, wie ich weiterhin zeigen werde, weder mit dem Typus der Dottertheilung übereinstimmt, noch jene Erklärung zulässt. — Allerdings hat schon Kölliker auf die Attraktionskraft der Kerne der Furchungskugeln hingewiesen, nachdem er die Abhängigkeit der Dottertheilung von derjenigen jener Kerne richtig erkannt hatte (Nr. 33 S. 20). Aber vielleicht mit Rücksicht darauf, dass der unmittelbare Zusammenhang zwischen einer solchen Anziehung und der von ihm beobachteten ringförmigen, nach innen fortschreitenden Ein- und Abschnürung durchaus unerklärlich bleiben muss, hat Kölliker neuerdings erklärt: „Unter dieser Anziehung ist natürlich nicht eine Massenanziehung zu verstehen, sondern molekuläre Wirkungen, wie sie durch chemische und physikalische Kräfte zu Stande kommen", und wirft im Hinblicke auf die Bewegungserscheinungen der Zellen und namentlich der Furchungskugeln die Frage auf, „ob nicht gerade solche Zusammenziehungen bei der Zellentheilung die Hauptrolle spielen, als deren Anreger die

Kerne anzusehen wären" (Nr. 79 S. 27). Wenn ich dazu noch berücksichtige, dass Kölliker eben jene Bewegungserscheinungen als „animale Funktionen der Zelle" bezeichnet (Nr. 79. S. 41), so möchte ich nicht behaupten, dass er mit der Einführung der Anziehungskraft eine mechanische Erklärung der Dottertheilung hat geben wollen. Wenn ich ihn recht verstehe, so betont er eben nur den schon früher entwickelten Kausalzusammenhang zwischen der Theilung der „Kerne" und der ganzen Stücke und kommt mit jenen Umschreibungen im wesentlichen auf seinen früheren Standpunkt zurück, dass er sich des Ausdrucks „Anziehungskraft" bediene, weil ihm jede andere Vorstellung über die eigentlichen Wirkungen der Kerne fehle (Nr. 33 S. 20).

Ich erkläre mir die Theilung der nicht organisirten Dottersubstanz folgendermaassen. Wenn bei der Theilung einer solchen Masse von aussen wirkende Kräfte als nächste Ursachen ausgeschlossen werden müssen, so stand nach der bisher üblichen Anschauung nur die Annahme innerer Anziehungskräfte frei, welche die Absonderung der ihnen folgenden Theile von den übrigen bewirkten. Da ich zuerst nur den Mechanismus der Theilungen der ganzen Dotterstücke untersuchen will, so werde ich jenen Ausdruck einer centralen Anziehungskraft bis zu einer weiteren Erklärung in dem Sinne beibehalten, dass das ganze Wesen jener Centren auf die umgebenden Massen in einer Weise wirkt, welche in dem Bilde einer Anziehung am deutlichsten veranschaulicht wird. Einen wirklichen Begriff können wir aber mit jenem Ausdruck erst verbinden, wenn es uns gelingt, bestimmte Träger der Anziehungskraft nachzuweisen. Bei der Selbsttheilung des Dotters ist uns dies möglich; es geht ihr stets eine Theilung kernartiger Gebilde voraus, sodass für jeden neuentstehenden Theil ein besonderes Anziehungscentrum vorhanden ist, welches nach der gewöhnlichen Auffassung nach allen Seiten gleichmässig wirken soll. Bei einer solchen Vorstellung von den Ursachen der Selbsttheilung muss eine Kugel, in welcher zwei Anziehungscentren entstanden, sich in zwei Kugeln verwandeln, indem die jedem Centrum entsprechende Halbkugel das Bestreben haben wird, sich um jenes gleichmässig anzuordnen. Dies müsste also bei der Dottertheilung auch eintreten und geschieht auch thatsächlich bei denjenigen Eiern, welche nicht durch eine zu knappe Dotterhaut daran gehindert werden, z. B. an Säugethiereiern; wenn die Dotterhaut aber die Entfaltung dieser Formen hindert, wie bei den Batrachiereiern, so lässt sich doch das unterdrückte Streben daran erkennen, dass die aus der Theilung hervorgegangenen Kugelausschnitte, sobald sie bei zunehmender Konsistenz ihrer Masse aus dem Eie isolirt und dadurch vom einengenden Drucke

befreit werden können, ihre eckige Form verlieren und nahezu kugelig werden. — Ueberlegen wir ferner, wie die Trennung der Hälften nach jener ersten Annahme erfolgen müsse. In der ganzen Fläche, in der die Halbkugeln noch zusammenhängen, kann man sich jeden Punkt von zwei verschiedenen Zugkräften angegriffen denken, deren Richtungen in der Verbindungslinie der Anziehungspunkte gerade entgegengesetzt sind, von dort aus zur Peripherie hin in immer kleineren Winkeln zusammenstossen. Ausserdem muss, sobald die Anziehung begonnen hat, die Wirkung um so früher, weil um so stärker auftreten, je kürzer die Anziehungsradien sind. Ist der Zusammenhang in der Trennungsfläche ein unbedeutender, so wird nach der aufgestellten Lehre zuerst mitten zwischen den Anziehungspunkten eine wirkliche Trennung entstehen und gegen die Peripherie fortschreitend zugleich an Weite zunehmen. Ist aber der zu theilende Stoff ein zäher, so werden die von den Anziehungscentren am weitesten entfernten Punkte der Trennung am längsten widerstehen, aber unterdessen durch die zwei unter einem Winkel gemeinsam angreifenden Zugkräfte in der Diagonale des Kräfteparallelogramms, also in der Theilungsebene gegen das Innere der Kugel fortbewegt werden, wodurch natürlich eine äussere Einschnürung des sich theilenden Körpers entsteht, welche so lange fortdauert, bis sie mit der von innen kommenden Trennung zusammentrifft. In den Dotterkugeln der Batrachiereier sind nun beide Fälle vereinigt; die Dotterkörner und -plättchen haben unter sich keinen Zusammenhang, die Grundsubstanz ist aber ein zäher Stoff. Machen wir nun die Anwendung des eben bestimmten Gesetzes auf die Vorgänge der Dottertheilung, so ergeben sich wirklich die beobachteten Thatsachen. Zuerst entsteht eine Scheidung der festen Dottertheilchen in der Theilungsebene und dann die äussere, dieser Ebene entsprechende Furche, ganz zuletzt die wirkliche Trennung. Jene erste Scheidung wird durch den beschriebenen hellen Streifen bezeichnet, welcher offenbar die von den festen Theilchen verlassene Grundmasse des Dotters darstellt, welche der Trennung noch widersteht; ist die letztere erfolgt, dann verschwindet auch der Streifen, d. h. jene zähe durchsichtige Grundmasse vermischt sich wieder mit den festen Theilchen in der früheren Weise. Die endliche Trennung wird durch eine dunkle Linie in jenem hellen Streifen angedeutet; sie entsteht aber nicht plötzlich, sondern zuerst zeigen sich isolirte dunkle Punkte, welche erst allmählich zu einer scharfen kontinuirlichen Linie verschmelzen. Dass diese aber einer wirklichen Trennung entspricht, sieht man deutlich während der folgenden Dottertheilungen, wobei die einander berührenden Flächen auf Momente auseinandergezogen werden und nachdem die Ursachen

der klaffenden Spalte verschwanden, wieder so zusammenfallen, dass im Durchschnitte jene Linie erscheint. — Aber wir können beim Batrachierei noch eine besondere Anwendung des Gesetzes von der Wirkung der Anziehungskräfte machen. Die Anziehungscentren liegen nämlich nicht symmetrisch zwischen beiden Polen, sondern dem obern viel näher, und die theoretisch festzustellenden Folgen dieser Abänderung decken sich abermals genau mit den Thatsachen. Die Scheidung und die Trennung müssen beide den oberen Pol früher erreichen als den unteren und die Einschnürung dort früher und ausgeprägter erscheinen als unten. Dies gilt für die sogenannten Meridionaltheilungen. Bei der äquatorialen liegt die Trennungsebene horizontal zwischen den Polen und der Kern, das Anziehungscentrum, der inneren Fläche des zu theilenden Stückes näher als der äusseren; daher beginnt die Einschnürung an der ersteren und setzt sich erst nachträglich und schwächer auf die äussere Oberfläche fort. — Bei dieser rein mechanischen Auffassung der Dottertheilung scheint mir auch das Verhalten der Furchen, ihr allmähliches Verstreichen, sobald die Trennung sich vollzogen hat, nicht ohne Bedeutung. Ich habe es ausgeführt, dass und wie die Einschnürungen nur die Folgen der Zähigkeit der Dottersubstanz, durchaus aber nicht der einfache Ausdruck der durch die vervielfältigten Anziehungscentren eingeleiteten Theilung sind. Sie werden durch die verzögerte Trennung erzeugt, indem der einer solchen noch widerstehende Stoff die festen Angriffspunkte bietet, an denen die Anziehungskraft in der angegebenen Weise wirken kann. Dadurch wird die Dottermasse jedenfalls etwas zusammengedrückt, was durch die über den Furchen, namentlich der ersten, zwischen Dotterhaut und Dotter sich bildenden Räume ausgesprochen ist. Verschwinden die festen Angriffspunkte durch die erfolgte Trennung, so tritt die Elasticität der Dottersubstanz wieder in ihre Rechte: das zusammengedrückte Dotterstück dehnt sich zu dem früheren Volumen aus, und seine beiden Hälften füllen, da ihnen innerhalb der gespannten Dotterhaut der Raum zur Bildung von zwei Kugeln fehlt, wieder die Lage und Form des früheren ungetheilten Dotterstücks aus, sodass die Kugelform des ganzen Dotters immer wieder hergestellt wird. Auf diese Weise erscheinen die Einschnürungen des Dotters nicht als der unmittelbare Ausdruck der eingetretenen Theilung, sondern nur als Folgen und Begleiterscheinungen derselben.

Wenn aber das von mir gewählte Bild einer centralen anziehenden Kraft geeignet ist, die wirklichen Theilerscheinungen der ganzen Dotterstücke als passive Bewegungen erscheinen zu lassen, so fällt natürlich der Schwerpunkt

der Betrachtung in die Träger jener Kraft, in die von mir sogenannten Lebens- und Kernkeime und endlich die fertigen Kerne. Und da jene Keime selbstständig im Dotter entstanden und durch die ganze Reihenfolge ihrer Veränderungen den Uebergang vom unorganisirten Stoff zum Organismus vermitteln, so wird eine Analyse ihrer Entwickelung und Thätigkeit nicht nur ihre Wirkung bei der Dottertheilung veranschaulichen, sondern auch zugleich die Frage berühren müssen, welche in der ganzen Entwickelungsgeschichte vielleicht das meiste Interesse beansprucht, nämlich diejenige nach dem eigentlichen Wesen jenes bisher völlig unbekannten Uebergangs. Ich kann mir nicht mit der Hoffnung schmeicheln, darauf die einzig richtige oder überhaupt nur eine vollständige Antwort gefunden zu haben; immerhin dürfte schon der blosse Versuch, eine Vorstellung von den Vorgängen zu gewinnen, welche die Entwickelung des Lebens vorbereiten und ausführen, nicht unberechtigt sein.

Um zunächst die Bildung des ersten Lebenskeimes eingehend prüfen zu können, will ich in Kürze wiederholen, welche Erscheinungen am reifen Eie derselben vorausgingen. — Die Dottermasse erleidet, wie es scheint, oft schon im Eileiter Zusammenziehungen, durch welche sie von der Dotterhaut vollständig getrennt wird und endlich frei innerhalb derselben und von angesammelter eiweisshaltiger Flüssigkeit umspült sich bewegt; im Zusammenhange damit beginnt eine allmählich zunehmende Verdichtung der Rindenschicht der Dotterkugel. Weiterhin erscheint in der Mitte der letzteren der Dotterkern, dessen Bewegung gegen die Peripherie des Dotters, wie ich gezeigt habe, als ein Aufwärtssteigen anzusehen ist, und ganz wohl aus einer Abnahme im specifischen Gewichte des Dotterkerns gegenüber der umgebenden Dottermasse erklärt werden kann. Im Innern des Dotterkernes entwickelt sich nun der erste Lebenskeim als eine Stelle im Dotter, an der die Plättchen und Körner geschwunden sind. Da nun die Dotterplättchen von den äusseren Theilen des Dotterkerns gegen dessen Centrum hin bereits an Grösse abgenommen hatten, bevor sie im Centrum selbst verschwanden, wodurch eben der Lebenskeim entsteht, so darf man wohl diesen Vorgang aus einer centripetal sich steigernden Schmelzung und Auflösung der Plättchen erklären. — Wenn nun ganz bestimmte äussere Einwirkungen, welche alle die genannten Erscheinungen hervorrufen, nicht klar und deutlich vorliegen, so kann man doch andererseits die Wirkung des Samens davon ausschliessen; denn aus den Beobachtungen Leuckart's geht mit hinlänglicher Sicherheit hervor, dass für die in Rede stehenden Anfänge der Embryonalentwickelung in allen Fällen eine

Befruchtung nicht nöthig, sondern bloss als förderndes und unterstützendes Moment bei einer schon eingeleiteten Umbildung des Dotters zu betrachten ist. Steht es nun aber fest, dass das unbefruchtete Ei alle Ursachen zur Weiterentwickelung unter gewöhnlichen Umständen in sich vereinigen kann, so wird ein Vergleich der Erscheinungen dieser Entwickelung mit denen des entwickelungsunfähigen, verderbenden Eies Anhaltspunkte zur Erkenntniss jener Ursachen bieten. Der Dotter eines solchen Eies sondert sich allerdings von der Dotterhaut ab, zieht sich aber nicht zu einer von derselben abstehenden Kugel zusammen; ferner fehlen die äusseren Erscheinungen, welche das Aufsteigen des Dotterkernes begleiten (die Verschiebungen des Pigments); endlich erfolgt eine Dotterschmelzung auch an todten Eiern, aber an der Oberfläche derselben, wo sie sich ganz unregelmässig ausbreitet, und ein geflecktes Ansehen hervorruft, darauf aber, nach innen fortschreitend, die Aufquellung und endliche Auflösung des ganzen Eies herbeiführt. Das entwickelungsunfähige, todte Ei ändert also die Wirkung der äusseren Einflüsse, wie sie sich an lebendigen Eiern darstellt, nur in gewisser Weise ab, ohne sie ganz vermissen zu lassen. Die Ursachen dieser Abänderung können in der Dottermasse selbst nicht liegen, da die Befruchtung, welche auch alle sonst zu Grunde gehenden Eier zur Entwickelung bringt, den Bestand des Dotters nachweislich nicht ändert (NEWPORT, LEUCKART); ebensowenig aber auch in dem das Ei umgebenden Medium, dem Wasser, welches für alle Eier, befruchtete oder todte, dasselbe bleibt. Wenn aber die empirische Betrachtung zur Erklärung der Veränderungen aller Eier auf die Wechselwirkung zwischen Dotter und Wasser beschränkt bleibt, so dürfen die Ursachen der jeweiligen Abänderungen nur noch in den beide Stoffe trennenden Hüllen (Gallerthülle, Dotterhaut) gesucht, damit aber auch jene Wechselwirkungen auf endosmotische Bewegungen zurückgeführt werden. Mit einer solchen Annahme im allgemeinen ist aber noch wenig gethan; vielmehr verpflichtet eine solche Denjenigen, der dadurch etwas erklären will, jede einzelne der bezüglichen Erscheinungen darauf hin zu prüfen, wie weit sie sich aus jenen physikalischen Vorgängen ableiten lasse, und ferner, den Zusammenhang und das Zusammenwirken aller Einzelvorgänge zu einem Gesammtresultate nicht aus dem Auge zu verlieren.

Wir sehen schon mit blossem Auge Wasser in das gelegte Ei eindringen; wenn wir aber überlegen, dass ausserhalb der Dotterhaut reines Wasser*, zwi-

* Wenn nach RUSCONI das reine Wasser am günstigsten wirkt, so kann man annehmen, dass die gewöhnlichen Zusätze nur durch ihre geringen Mengen nicht schaden.

schen derselben und dem Dotter, und ebenso in dem letzteren eine, um es kurz zu sagen, eiweisshaltige Flüssigkeit sich befindet, so dürfen wir nach unseren heutigen Kenntnissen schliessen, dass unter solchen Umständen ein endosmotischer Austausch zwischen beiden Flüssigkeiten stattfinden müsse. Und zwar muss die Strömung gegen die koncentrirtere Lösung hin stärker sein, das Volumen des Dotterhautbläschens also zunehmen, welche Voraussetzung mit den Thatsachen übereinstimmt. Kann nun auch die Verschiedenheit der Folgeerscheinungen dieses endosmotischen Vorgangs bei todten und lebendigen Eiern mit vollem Recht auf die wechselnde Beschaffenheit der endosmotischen Scheidewand oder der Dotterhaut bezogen werden *, so bleibt uns doch die Erkenntniss der wirksamen Ursachen noch verschlossen und sind wir bloss auf die Untersuchung der zwei verschiedenen daraus hervorgehenden Erscheinungsreihen angewiesen. -- Vergegenwärtigen wir uns zunächst den Inhalt des Dotterhautbläschens als der dem Wasser gegenübergestellten Substanz, so müssen wir die eigentliche visköse Dottermasse, welche aus Flüssigkeit und festen Theilchen zusammengesetzt ist, von der eiweisshaltigen, aus der Höhle des Keimbläschens abstammenden Flüssigkeit unterscheiden, welche jene erstere umspült. An der Dotterkugel kann das Gefüge der festen Theilchen, Plättchen und Körner, mit den unendlich feinen Zwischenräumen wohl mit Recht als ein poröser Körper aufgefasst werden, welcher schon nach seiner Entstehung und Beschaffenheit der in seinen Poren enthaltenen Dotterflüssigkeit um so näher verwandt ist, je concentrirter dieselbe ist, dagegen im unveränderten frischen Zustande der Quellung durch Wasser sehr wenig zugänglich ist. Beide Flüssigkeiten, die intra- und die extravitelläre, sind augenscheinlich, wie schon aus ihrer Genese hervorgeht, von verschiedener Koncentration, welcher Unterschied aber, da es sich hier um eiweisshaltige Substanzen handelt, nur eine träge Diffusion erzeugen kann. Dieser Inhalt des Dotterhautbläschens ist anfangs in allen Eiern derselbe. An den verderbenden Exemplaren ist jedoch die Dotterhaut für die endosmotische Wechselwirkung desselben mit dem umgebenden Wasser weniger geeignet, da der Strom des letzteren schwach und langsam, eine Wasseransammlung innerhalb des Eies nicht merklich ist; es wird also die Verdünnung der unter der Dotterhaut befindlichen extravitellären Flüssigkeit und die nothwendig darauf folgende Abänderung der inneren

* Dass die nothwendige Wirksamkeit des Samens sich auf eine solche Umstimmung der Dotterhaut beschränkt, scheint nach den Erfahrungen von Newport und Leuckart festzustehen.

Diffusionsverhältnisse ebenfalls äusserst langsam erfolgen. Nachdem indessen die peripherischen Dotterschichten dem Einflusse der sie umspülenden Flüssigkeit während einer gewissen Zeit ausgesetzt gewesen, beginnen ihre festen Theilchen sich aufzulösen, und die so veränderte Dottermasse erweist sich quellungsfähig; die Quellung führt aber den darunterliegenden früheren Dottermassen beständig die verdünntere äussere Flüssigkeit zu, welche dadurch eine nach innen successiv fortschreitende Auflösung der festen Dottertheilchen bedingt. Auf diese Weise erfolgt endlich die vollständige Zerstörung der Dotterkugel. — Aus dieser Rückbildung des todten Eies ergibt sich, dass die Dottertäfelchen und -körner bei andauernder Berührung mit Wasser sich allmählich auflösen; und diese Thatsache wird ganz verständlich, wenn man sich erinnert, dass die festen Dotterelemente nicht fertig in die Eifollikel einwandern, sondern in dem Masse, als deren Inhalt an Dottersubstanz reicher, koncentrirter wird, sich aus derselben wie der Niederschlag, die Ausscheidung einer übersättigten Lösung konsolidiren und allmählich wachsen, daher aber auch bei einer anhaltenden Berührung mit neu hinzugetretenem Wasser sich wieder auflösen müssen.

Hinsichtlich der besprochenen physikalischen Eigenschaften unterscheidet sich das lebendige Ei vom todten dadurch, dass das endosmotische Aequivalent der eingeschlossenen Flüssigkeit dasjenige des todten Eies weit überwiegt; es wird also das Eindringen von Wasser energischer vor sich gehen, und alsbald neben einer Vermehrung eine starke Verdünnung jener eiweisshaltigen extravitellären Flüssigkeit eintreten. Wenn aber dieselbe in ihrer früheren, bei todten Eiern nur wenig veränderten Koncentration die Dotteroberfläche nur sehr allmählich und zwar durch Auflösung verändert, so ist die Wirkung ihrer plötzlichen und starken Verdünnung auf die Dotteroberfläche eine ganz andere. Die letztere verdichtet sich sofort und zieht sich zusammen, indem an Stelle der austretenden Flüssigkeit die festeren Elementartheilchen dichter zusammenrücken. Worauf diese Wirkung beruht, ist schwer zu sagen; man kann dabei ebenso gut an die Steigerung des Druckes in der rasch zunehmenden und von der straff gespannten Dotterhaut zusammengehaltenen extravitellären Flüssigkeit wie an die Vorgänge denken, welche die nach Zerstörung des Eies dem unmittelbaren Einflusse des Wassers ausgesetzte Dottersubstanz sofort an ihrer Oberfläche koaguliren lassen. Jedenfalls wird durch die Verdichtung der Dotterrinde das Verhältniss der Dotterkugel zu ihrer Umgebung noch mehr von demjenigen des todten Eies abweichen. Wurde schon durch die starke Verdünnung

der extravitellären Flüssigkeit die Diffusion beschleunigt, so ist eine weitere Steigerung derselben eine nothwendige Folge jener Verdichtung, indem die durch die Zusammenziehung verengten Poren unter sonst gleichen Verhältnissen eine Verstärkung des Stroms der schwächeren Lösung hervorrufen (vgl. No. 104 S. 47). Sowohl die Verdichtung der Dotterrinde als die dadurch beschleunigte Einsaugung der extravitellären Flüssigkeit dürften aber gerade die Dotterrinde jener dauernden Einwirkung der in dieser Flüssigkeit enthaltenen Wassertheilchen entziehen, wodurch in den zu Grunde gehenden Eiern die Auflösung der Dotterrinde und weiterhin die Zerstörung des ganzen Eies herbeigeführt wird. Andererseits ergibt sich aus dem Gesagten, dass an der sich entwickelnden Dotterkugel ein gewisser Gegensatz zwischen der dichten kugeligen Peripherie und dem unveränderten porösen Centrum sich ausgebildet hat; ja, es lässt sich nicht verkennen, dass die koncentrirte Flüssigkeit des letzteren, die weit dünnere extravitelläre Flüssigkeit und die sie trennende verdichtete Dotterrinde ein Verhältniss darbiete, welches viel mehr den Bedingungen eines endosmotischen Vorgangs als einer einfachen Diffusion entspricht. Wir erhalten somit in den sich entwickelnden Eiern gewissermassen zwei Stufen der Endosmose, die erste durch die Dotterhaut hervorgerufene mit einem hohen, die zweite durch die Dotterrinde mit einem viel niedrigeren Aequivalente. Allerdings ist diese Einrichtung nach ihren Ursachen durchaus nicht bloss den lebendigen Eiern eigenthümlich, welche sie vor den todten Eiern voraus hätten. Vielmehr sehen wir auch an den letzteren mehr oder weniger deutliche Anfänge der Zusammenziehung, also auch peripherische Verdichtung des Dotters; nur vermag die geringe Energie dieser Vorgänge die peripherische Auflösung des Dotters nicht zu verhindern und unterbricht dadurch eine weitere Entwickelung desselben. Im lebendigen Ei wird dagegen durch die Dotterhautendosmose die Zusammensetzung der verdünnten extravitellären Flüssigkeit und in Folge dessen die äussere Bedingung für den zweiten inneren endosmotischen Vorgang beständig gleich erhalten. Die bemerkenswertheste Eigenthümlichkeit des letzteren beruht nun darin, dass er nicht in parallel neben einander verlaufenden Richtungen vor sich geht, sondern dass dieselben von allen Seiten der Dotteroberfläche nach innen eindringend nothwendigerweise gegen einen Punkt konvergiren. Es wird also die verdünntere Lösung von der ganzen kugeligen Peripherie in unzähligen radiären Strömchen gegen das Centrum geführt, die koncentrirtere Flüssigkeit des letzteren auf denselben Bahnen centrifugal bewegt. Die einzelnen Stromgebiete kann man sich daher als

Kegel* denken, welche mit ihren Spitzen in einem centralen Punkte zusammenstossen und mit ihren Basen die Dotteroberfläche bilden. Ob diese Kegel, ihre Axen oder die Diffusionsradien gleich oder ungleich sind und bleiben, ob also der gemeinsame Ausgangspunkt der centrifugalen und Zielpunkt der centripetalen Ströme überhaupt mit dem Mittelpunkte der Dotterkugel zusammenfallen kann, soll erst weiter unten erörtert werden. Hier will ich zunächst darauf aufmerksam machen, dass bei jener Kegelform der Stromgebiete, also bei der nach innen stetig zunehmenden Beschränkung derselben die Diffusionsbewegung natürlich in derselben Richtung sich verlangsamen muss; ja, im gemeinsamen Zielpunkte müsste sie eigentlich schon desswegen zum Stillstande kommen, weil dort für alle Diffusionskegel die koncentrirtere intravitelläre Flüssigkeit aufhört. Es werden also die mit der verdünnten Lösung in das Innere der Dotterkugel eingeführten Wassertheilchen je näher zum gemeinsamen Zielpunkte der radiären Ströme um so mehr in eine dauernde Berührung mit den festen Dottertheilchen treten. Kurz — in dem Centrum des lebendigen Eies scheinen mir in Folge des beschleunigten Processes in demselben und der daraus sich entwickelnden Zustände gerade dieselben Bedingungen zusammenzutreffen, um die Affinität zwischen fester Dottersubstanz und Wasser zum Ausdruck zu bringen, wie an einzelnen Punkten der Peripherie todter Eier in Folge einer unvollkommenen Endosmose. So muss denn an dem Zielpunkte der radiären Diffusionsströme der entwickelungsfähigen Dotterkugel eine Auflösung der festen Dottertheilchen eingeleitet werden, welche wiederum neue Massen der koncentrirteren intravitellären Flüssigkeit erzeugt und deren Diffusion nach aussen unterhält. In der That kommt also ein Stillstand der Diffusionsbewegung nicht zu Stande, sondern besteht nur eine solche centralwärts zunehmende Verlangsamung derselben, dass dadurch eben die Dotterschmelzung und der weitere Fortgang des ganzen Processes gewährleistet wird. Zum deutlichen Ausdrucke kommt die bezeichnete Dotterumbildung im Innern des Dotterkerns, in den koncentrischen Zonen des ersten Lebenskeimes und seines Hofes, welche den Fortschritt der Dotterschmelzung von aussen nach innen darstellen. Und vielleicht darf man selbst in der vorübergehenden Abgrenzung des ganzen Dotterkerns und den weiten Schattenringen feinkörniger Dottersubstanz, welche während der ersten Dottertheilungen die Centralgebilde umgeben, nur die

* Der mit Rücksicht auf die Vorstellung von der Zusammensetzung einer Kugel genauere Ausdruck „Pyramide“ scheint mir weniger üblich zu sein.

äussersten Grenzen jener Dotterumbildung erkennen, welche eben dort erst anfängt, daher die Dottertäfelchen noch nicht zum Schwunde gebracht hat. Ist aber einmal die Dotterschmelzung eingeleitet, so regelt sich die ganze Bewegung im betreffenden Diffusionskegel zu einem gleichmässigen Bestande dadurch, dass die bestimmte Einfuhr auch das Quantum der Dotterschmelzung, also der Ausfuhr bestimmt. Hat uns nun die Betrachtung bis zur bestimmten Erscheinung des Lebenskeims geführt, welcher den nachweislichen Ausgangspunkt der weiteren Entwickelung bildet, so können wir rückblickend es aussprechen, dass derselbe Process, welcher in todten Eiern durch regellose Wirksamkeit die Zerstörung derselben veranlasst, nämlich die Dotterschmelzung, durch eine gesetzmässige Beschränkung ihrer äusseren Erscheinung im lebendigen Ei den Fortgang der Entwickelung bedingt.

Sowie die Bildung des ersten Lebenskeimes und seines Hofes nur die Folge der radiären Diffusion ist, bestimmen dieselben nun ihrerseits gewissermassen aktiv den Fortgang der Bewegung; denn als beständige Bildungsheerde neuer koncentrirter Dotterflüssigkeit müssen sie die radiären Diffusionsströme gleichsam anziehen, stets auf diesen ihren gemeinsamen Sammelpunkt gerichtet halten, sodass, wenn er in Folge gewisser Umstände seine Lage verändert, worüber weiter unten das Nähere folgt, auch die radiären Ströme in und mit ihm den Ort ihrer gemeinsamen Vereinigung wechseln. Dieses Verhältniss wie überhaupt die Diffusionsströmung selbst begründet nun aber eine Steigerung des Zusammenhangs der Dottermassen in den Richtungen der Bewegung gegenüber bewegungslosen Massen, was man sich am besten vergegenwärtigt, wenn man statt eines Sammelpunktes in derselben Dottermasse sich ihrer zwei denkt, welche in ihrer Zusammensetzung und Thätigkeit durchaus den beschriebenen Lebenskeimen mit ihren Höfen entsprechen. Die Folge wäre, dass die Zusammenhangsbezirke beider Centren sich von einander absonderten und zwar in einer Fläche, wo die beiderseitigen Strömungen ihre gemeinsame Grenze finden, sich gegenseitig ausschliessen, also einen gegenüber dem Zusammenhange der einen und der anderen Dotterhälfte indifferenten Zustand erzeugen, der sich endlich in einer vollständigen Trennung beider Massen äussern muss. Weil nun eine solche Vermehrung der Centren mit den bezeichneten Folgen thatsächlich vorkommt, so hat man die Wirkung des Zusammenhanges der Dottermasse um je ein Centrum herum einer Anziehungskraft der letzteren zuschreiben zu müssen geglaubt, da man bisher noch nicht gewagt hat, die unseren subjektiven Zuständen missverständlich entlehnten Vorstellungen von

immanenten Kräften aus den Konstruktionen des Geschehens ganz zu verbannen. Abgesehen von den Mängeln, welche einer solchen Annahme anhaften, und auf welche einzugehen hier nicht der Ort ist, will ich nur bemerken, dass die Leistung der letzteren ganz illusorisch ist; denn genauer zugesehen, kennen wir von der ganzen Anziehungskraft gar nichts weiter, als den Erfolg oder eben die nach ihren Ursachen zu erklärende Erscheinung. Jene Annahme kommt also einer bequemen Umschreibung der Erscheinung gleich und kann nur dazu dienen, den Mangel einer wirklichen physikalischen Erklärung zu verdecken. — Ich habe den Ausdruck „centrale Anziehungskraft" so lange beibehalten, als er bei der Betrachtung der Theilungen der ganzen Dottermassen (nicht ihrer Centren) eine gleichbleibende Wirkung, auf deren Erklärung es zunächst nicht ankam, nämlich den radialen Zusammenhang der Dottermasse im Bereiche je eines Centrums bezeichnen sollte. Darauf habe ich versucht, gleichsam das unbekannte x in allen Formeln durch bekannte Grössen zu ersetzen. Ich fand, dass jener Zusammenhang auf einem Vorgange beruht, welcher gar nicht einseitig vom Centrum oder dem Lebenskeime ausgeht, sondern gemeinsam von diesem, den peripherischen Dottertheilen, den Eihüllen* und den äusseren Flüssigkeiten hervorgerufen, eine nothwendige Folge ihrer gegenseitigen physikalischen Bewirkungen ist. Wenn ich aber auf diese Weise den fraglichen Zusammenhang der Dottermasse auf eine Kombination bekannter einfacher und allgemeiner Vorgänge, die ganze Erscheinung auf ihre nächsten Ursachen zurückführe, so glaube ich eine thatsächliche Erklärung derselben gegeben zu haben, mag sie auch noch bloss hypothetischer Natur sein.

Jetzt ist noch ein anderer wichtiger Punkt in dem ganzen Dottertheilungsprocesse aufzuklären. Ich habe gezeigt, wie eine Dottermasse sich theilen müsse, wenn der eigenthümliche in ihrem Innern bestehende radiale Zusammenhang auf zwei Centren vertheilt wurde, und aus der Beobachtung wissen wir, dass eine solche Vermehrung der Centren durch fortlaufende Theilungen derselben erfolgt. Aber es blieb die Frage nach den Ursachen dieser Theilungen

* Ich habe die Gallerthülle nicht besonders berücksichtigt, weil es unmöglich ist, sie vor ihrer Quellung ohne Schädigung des Eies zu entfernen und durch diesen Versuch zu prüfen, ob ihr eine besondere Wirksamkeit bei den endosmotischen Vorgängen zukomme. Wenn aber eine solche auch möglich ist, so ist sie doch nicht wahrscheinlich, weil die Gallerthülle, sobald sie noch im ersten Anfange jener Vorgänge gequollen ist, ohne den geringsten Nachtheil für dieselben entfernt werden kann. Auf ihre eigentliche Bedeutung ist bereits hingewiesen worden: sie scheint bestimmt, durch die energische Quellung mit dem Wasser zugleich möglichst viel von dem darin enthaltenen Samen an das Ei heranzuziehen.

unerörtert, und wurde das Verständniss des ganzen Vorgangs im Beginne jedes neuen Aktes unterbrochen. Auch bei der Beantwortung dieser Frage stelle ich die bisherigen Ansichten voran.

Wenn es bisher als Thatsache galt, dass die Dotterkugel einen Kern bekäme, dessen Theilungen durch Ein- und Abschnürung die Dottertheilungen einleiteten, welche ganz in derselben Weise verliefen, so musste es nahe liegen, die Auffassung, welche aus der Betrachtung der genannten Vorgänge am ganzen Dotter und an seinen Theilstücken gewonnen wurde, einfach auf die Kerne zu übertragen, auch hier Anziehungscentren, deren Theilungen u. s. w. anzunehmen. Wollte man es auch gelten lassen, wenn Remak und Kölliker die feinkörnigen Dotterhöfe als Kerne, die Kernkeimhaufen als deren Kernkörperchen bezeichnen, so lehrt die genauere Beobachtung, dass gerade in diesem Falle jene Vorstellung von der Kerntheilung den Thatsachen schnurstracks zuwiderläuft: denn jene „Kerne" theilen sich vor den „Kernkörperchen", deren Hälften erst nachträglich in die zugehörigen Kernmassen einwandern müssen! — Und wenn Kölliker für die Theilung der Kerne ebenso wie bei den ganzen Zellen Zusammenziehungen, Bewegungen und alle „molekulären" Wirkungen anzieht, welche von den nucleoli ausgingen (No. 79 S. 27), so hat er damit wohl nur die Schwierigkeit andeuten wollen, unter jenen möglichen Theilungsursachen eine Wahl zu treffen, wie er denn diese Auseinandersetzung mit dem Ausspruche einleitete, „dass nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse eine Erklärung der Zellenbildung (oder Zellentheilung) nicht zu geben ist." — Es darf nun nicht übersehen werden, dass gerade die Theilung der Umbildungsheerde Demjenigen, welcher sich zur Annahme von Anziehungskräften in den Centren der Dotterstücke verstanden hat, die grössten Schwierigkeiten und Verlegenheiten bietet. Die Beobachtungen lehren, dass die Lebenskeime und Kernkeimhaufen sich erst strecken und dann theilen, und dass ihnen die feinkörnigen Höfe darin vorausgehen. Das Streben der beiderlei Gebilde, sich in einer bestimmten Richtung auszudehnen, zu strecken, hört aber nicht auf, sobald die neuen Theile sich zu bilden begannen, sondern dauert offenbar während der Ausbildung der letzteren fort; und es liegt kein Grund vor, das Auseinanderrücken der neuentstandenen Keime nach ihrer vollständigen Trennung und selbst nachdem die Dottertheilung begann, einer anderen Ursache zuzuschreiben als derjenigen, welche schon die Masse des Mutterkeims in die Länge zog. Gegenüber diesen Thatsachen ist nun der Einwurf nicht zu umgehen, wie es denn zugehe, dass die in den Keimen angenommenen Anziehungskräfte,

welche doch die ganze Dottermasse ihres Bezirks zusammen- und von den übrigen Dottermassen abziehen, zu gleicher Zeit das Auseinanderrücken der Keimhälften dulden? Eine Antwort für das bestimmte, vorliegende Objekt fehlt, und obgleich nach meiner Ansicht der Mangel einer solchen Erklärung die Möglichkeit, jene Anziehungskräfte anzunehmen, von vornherein ausschliessen müsste, so erscheint es andererseits als die nächstliegende Konsequenz, zu den Anziehungskräften auch gleich deren Antagonisten, nämlich abstossende Kräfte anzunehmen, welchen die Aufgabe zufiele, die Umbildungsheerde zu theilen und zu trennen. Und diese Auskunft hat HAECKEL bei der Erklärung der Theilung der niedersten Organismen* gewählt, deren Attraktions-Centrum in zwei getrennte Anziehungs-Mittelpunkte zerfällt, „die sich nun gegenseitig abstossen und von einander isolirt die übrigen Moleküle anzuziehen suchen" (Nr. 100. I. S. 151). Gegenüber einer solchen Ausführung scheint es mir auf der Hand zu liegen, dass die ganze Hypothese, gerade so wie ich es schon in Bezug auf die Anziehungskraft allein bemerkte, auf eine Selbsttäuschung hinausläuft, wobei ein passendes Wort die fehlende Erklärung ersetzen muss. Ich will daher eine weitere Kritik dieser Hypothese unterlassen und nur noch darauf hinweisen, dass sie nicht einmal für alle Erscheinungen bei der Theilung der Umbildungsheerde ausreicht. Denn woraus soll die der Streckung und Theilung des Keimes vorausgehende gleiche Bewegung der feinkörnigen Dottersubstanz erklärt werden? Dieselbe kann keine abstossenden Centren besitzen, denn diese müssten in den Keimen liegen, welche aber erst nachträglich sich der Bewegung anschliessen und augenscheinlich der von jener Substanz angegebenen Richtung folgen. Obgleich also die beiderlei Theilungen im innigsten Zusammenhange stehen, können ihre Ursachen nach der bisherigen Lehre nicht die gleichen sein, sondern müssten sogar wesentlich sich unterscheiden. — So erweisen sich die bisherigen Annahmen nach allen Seiten, nicht nur nach ihren Voraussetzungen, sondern auch nach ihrer Brauchbarkeit, als unhaltbar.

Ich habe bei dem Bestreben, mir eine Vorstellung von den Ursachen der Vermehrung der Umbildungsheerde zu machen, zunächst von allen besonderen Kräften abgesehen und gesucht, an den möglichst vollständig erforschten

* Da HAECKEL die Theilung der Zellen, zu denen er die „Furchungskugeln" rechnet wesentlich ebenso verlaufen lässt (No. 100 II. S. 115. 117), so glaube ich nicht mit Unrecht ihn hier citirt zu haben.

Erscheinungen die Punkte herauszufinden, wo sie an bekannte allgemeine Vorgänge angeknüpft werden könnten. — Sowie ich die Lebenskeime beobachtet und beschrieben habe, kann von einer wirklichen Scheidegrenze zwischen ihnen und dem übrigen Dotter nicht die Rede sein; wenn in ihrem Bereiche die Dotterplättchen vollständig aufgelöst, in ihrem Hofe noch ungelöste feinere Körner enthalten und die weiteren Dottermassen kaum wahrnehmbar verändert sind, so reichen natürlich solche Unterschiede allein nicht aus, um die betreffenden Zonen als morphologisch besondere Theile erscheinen zu lassen. Behält man jedoch diesen Thatbestand stets im Auge, so ist es für die Beschreibung bequem und vortheilhaft, jene Zonen und ihre Veränderungen so zu behandeln, als wären es selbstständige Theile mit aktiven Bewegungen. So lassen sich die Theilungsvorgänge der Lebenskeime kurz dahin zusammenfassen, dass sie zuerst in einer gewissen Richtung sich strecken und dann in der Mitte theilen, während beide Hälften durch Wachsthum zunehmen; eine ähnliche Theilung der Höfe geht derjenigen der Lebenskeime voraus. Ferner steht die Richtung und Energie jener Bewegungen in einer ganz bestimmten Abhängigkeit von der Grösse und Form der Dotterstücke. Die Richtung trifft nämlich stets rechtwinkelig mit dem kleinsten der Radien zusammen, welche vom Lebenskeim zur Peripherie des zugehörigen Dotterstücks gezogen gedacht werden; und je grösser das letztere ist, um so mehr weichen die Keime auseinander, indem sie gewöhnlich bis in die Mitte der Linie vorrücken, welche in der Fortsetzung der Bewegungsrichtung das neu zu bildende Dotterstück durchschneidet. Es sollten also schon die gröberen Erscheinungen dazu auffordern, die Veranlassung zu den Bewegungen der Umbildungsheerde nicht in ihnen selbst, sondern in den sie umschliessenden Dottermassen zu suchen. In diesen ist mir nun ein Vorgang im höchsten Grade wahrscheinlich geworden, welcher zur Existenz der Lebenskeime in nächster Beziehung steht. Ja, wenn man sich erinnert, dass die letzteren nur die Sammelpunkte der radialen Diffusionsströme sind, so kann fernerhin eigentlich kaum ein Zweifel darüber bestehen, dass die Veränderungen jener Sammelpunkte nur die Wirkungen entsprechender ursächlicher Veränderungen in den Diffusionsströmen seien; und es bliebe also nur das Wesen und der Zusammenhang dieser Veränderungen zu untersuchen übrig.

Ich komme dazu noch einmal auf die Entwickelung der zweiseitigen Strombewegung in einem Diffusionskegel zurück. Sie beginnt natürlich an der Kegelbasis oder der Dotteroberfläche und schreitet gegen die Spitze fort. Dabei überwiegt der von aussen eindringende centripetale Strom wegen der geringeren

Koncentration der von ihm eingeführten Lösung; andererseits verlangsamt sich, wie schon erwähnt, die fortschreitende Bewegung, bis endlich am Orte der schwächsten Bewegung, also an der Kegelspitze die Dotterschmelzung und damit ein gleichmässiger Fortgang der zweiseitigen Diffusionsströmung eintritt, an deren centralem Ende das Uebergewicht des eingeführten Stroms verdünnter Lösung zur Wirkung und zum Ausdrucke kommt (vgl. No. 104 S. 46). Wäre nun die Ausbildung aller Diffusionskegel von Anfang an eine gleichmässige und gleichzeitige, so müssten ihre Spitzen thatsächlich im Mittelpunkte der Dotterkugel zusammentreffen, die centrale Dotterauflösung von dort aus unter der Einwirkung der stets neu hinzugeführten verdünnten Lösung sich gleichmässig koncentrisch nach aussen verbreiten. In diesen allseitig symmetrischen Verhältnissen wäre daher kein Motiv einer Abänderung der Bewegungen und einer daraus folgenden Entwickelung enthalten; und es erhellt, dass ein solcher Fortgang der Umbildung zu demselben Ende führen müsste wie die vollständig ungeregelten Vorgänge des todten Eies, nämlich zur Auflösung und Zerstörung des Ganzen. Dass aber die Dottertheilstücke der Batrachiereier nicht vollkommen kugelig sind, die Lebenskeime also auch nicht die Vereinigungspunkte vollkommen gleicher Radien darstellen, ist evident; selbst für die Dotterkugel vor dem Erscheinen des ersten Lebenskeimes lässt sich eine gewisse ungleiche Anordnung der Theile nachweisen. Die feinkörnigen Dotterschichten, vor allen die Dotterrinde, sind nämlich von Anfang an ungleichmässig angelegt, indem ihre Mächtigkeit gegen den oberen Pol zunimmt; und diese Ungleichmässigkeit steigert sich noch, wie ich schon ausführte, während der Zusammenziehung der Dotterperipherie. Da nun die Verdichtung der Dotterrinde den endosmotischen Vorgang einleitet und unterhält, so wird derselbe am oberen Pole sich am stärksten entwickeln, und gegen den unteren Pol an Stärke stetig abnehmen. Die oberen polaren Diffusionsströme rücken also schneller als die übrigen gegen das Innere vor, regen an einem gewissen Orte, wie mir scheint in der Nähe des Centrums, die Dotterschmelzung an (Dotterkern), worauf dieser von den Diffusionsströmen der unteren Dotterhälfte noch nicht erreichte und beeinflusste Umbildungsheerd in Folge der Abnahme seines specifischen Gewichts etwas in die Höhe steigt. Indem darauf der erste Lebenskeim als Bildungsstätte der auszuführenden Dotterflüssigkeit die Diffusionsströme von allen Seiten in sich vereinigt, ist eben die Excentricität ihres gemeinsamen Sammelpunktes, die Ungleichheit der Diffusionsradien und -kegel, wie sie in den späteren Dottertheilstücken besteht, auch im noch ungetheilten

Dotter gegeben, und es kommt nun darauf an, zu untersuchen, welche Wirkungen eine solche Ungleichheit überhaupt ausüben kann. Natürlich kann die Bewegung in den verschiedenen Diffusionskegeln nicht die gleiche sein, kann also ein Gleichgewicht ihrer Wirkungen nicht bestehen, die Lage und Form ihres gemeinsamen Sammelpunktes nicht unverändert bleiben. Je kürzer ein Kegel ist, um so früher muss sich in ihm nach unseren Voraussetzungen die konstante Diffusionsströmung vollenden, an seinem centralen Ende das Uebergewicht der eingeführten verdünnteren Lösung um so schneller und stärker sich geltend machen. In dem gemeinsamen Sammelpunkte eines Dotterstücks übertreffen daher die Ausläufer der Einfuhrströme, welche aus den kürzesten Diffusionskegeln stammen, diejenigen der längeren Kegel; sie finden in den letzteren kein genügendes Gegengewicht, welches sie in den früheren Schranken zurückhielte und müssen sie folglich nach einer gewissen Zeit überwinden, zurückdrängen. So rücken die Einfuhrströme der kürzesten Diffusionskegel schliesslich über die Grenzen derselben hinaus und erweitern sie auf Kosten gerade der grössten Diffusionskegel, weil diese die schwächsten Gegenströme enthalten, bis die gegenseitige Veränderung der verschiedenen rediären Stromgebiete ein Gleichgewicht ihrer Wirkungen herbeiführt, und dadurch der Verschiebung ihres gemeinsamen Sammelpunktes vorläufig ein Ziel gesteckt wird. Der vorrückende Strom übt nun aber auf die schon bestehende Lebenskeimmasse und ihren Hof eine gewisse Zugkraft aus, welche beide Gebilde bis zum neuen Sammelpunkte verschiebt, wobei sie zugleich durch den Ueberschuss an verdünnter Lösung und die dadurch verstärkte Dotterschmelzung verhältnissmässig wachsen. Geht man also von der Annahme der beschriebenen radiären Diffusionsströmungen aus, welche in allen Dotterstücken ohne Ausnahme ungleich sind, so ergibt sich als allgemeinste Folgerung, dass jeder Lebenskeim einmal eine Lageveränderung erfährt. Die Art und Weise derselben wird aber natürlich erst aus der Betrachtung der besonderen Formverhältnisse der einzelnen Dotterstücke verständlich werden. Alle Dotterstücke mit Ausnahme der noch ungetheilten Dotterkugel stimmen darin überein, dass sie in irgend einer Richtung einen grössten Durchmesser haben, auf welchem die kleinsten, unter sich mehr oder weniger gleichen Durchmesser nahezu in einer Ebene und meist senkrecht stehen. An den Eiern der Molche, deren Dotterstücke sich viel mehr als bei den ungeschwänzten Batrachiern von Anfang an abrunden, erscheinen dieselben daher durchgängig ellipsoid. Es müssen folglich die in jener Ebene der kleinsten Radien überwiegenden centripetalen Diffusionsströme

unter einem meist rechten Winkel in die Bahn der längsten aber schwächsten Ströme abgelenkt werden; und da diese in zwei einander entgegengesetzten Richtungen verlaufen, welche beide gleicherweise die Bedingungen zu jener Ablenkung enthalten, so wird jene überwiegende Strömung nach denselben zwei entgegengesetzten Seiten gespalten auseinanderfahren. Die nothwendige Folge davon ist, dass der betreffende Lebenskeim mit seinem Hofe sich in der Richtung des grössten Durchmessers theilt, wobei die vorausgehende Streckung und überhaupt das ganze Bild des Theilungsvorgangs der von mir der Bewegungsursache zugeschriebenen Zugkraft einen sehr zutreffenden Ausdruck verleihen. Damit lässt sich auch die Thatsache ganz wohl vereinigen, dass der Hof des Lebenskeims als die Aussenzone des ganzen Umbildungsheerdes bei einem raschen Verlaufe der Theilung dieselbe einleitet und dem Lebenskeime gleichsam vorauseilt. — Da ich schon erörtert habe, in welcher Weise die Theilung des ganzen Dotterstückes als nothwendige Folge jener Theilung seines centralen Umbildungsheerdes vor sich geht, so erhellt, dass im Grunde genommen jede Dottertheilung eine Quertheilung ist. Dies gilt auch für die ganze Dotterkugel, indem sie schon durch die ersten Zusammenziehungen am oberen Pole etwas abgeplattet wird. Dennoch verdienen die ersten Dottertheilungen wegen einiger eigenthümlichen Formverhältnisse eine besondere Untersuchung.

Wenn die ganze Dotterkugel aus dem eben erwähnten Grunde in der Verbindungslinie beider Pole eine kleinere Axe besitzt, und auch die Theilung des ersten Lebenskeims rechtwinkelig zu derselben erfolgt, so ist dadurch die Uebereinstimmung mit den späteren Dotterstücken noch nicht erreicht. Denn der erste Lebenskeim ist vom Mittelpunkte der Dotterkugel so weit entfernt, dass er vom oberen Pole allerdings den kürzesten Diffusionsstrom empfängt, aber nicht etwa auch in seinem Niveau, in welchem er sich später theilt, die beiden grössten Radien vereinigt; der längste Diffusionskegel liegt vielmehr dem kleinsten diametral entgegengesetzt. Es passt also hier die für die übrigen Dotterstücke aufgestellte Regel, dass der überwiegende centripetale Strom aus den kleinsten Radien zusammenfliessend in die beiden grössten ablenkt und sich spaltet, nicht. Um aber auch an der ganzen Dotterkugel den allgemeinen gesetzmässigen Vorgang, wie ich ihn für die übrigen Dotterstücke entwickelte, zu erkennen, muss man sich der Voraussetzung erinnern, welche mir zur Erklärung der Bildung und Lage des ersten Lebenskeims nothwendig schien und welche in den eigenthümlichen Verhältnissen der sogenannten meroblastischen Eier ihre beste Stütze findet: ich meine die Annahme, dass bei jener Entwicke-

lung die Diffusionsströme der unteren Halbkugel des Dotters noch nicht hergestellt waren, also auch nicht mitwirkten. In den meroblastischen Eiern wird nur der um den oberen Pol gelegene Theil der Dotterkugel, der eigentliche Keim, zerklüftet; in dem bei weitem grössesten übrigen Theile, dem Nahrungsdotter, entwickeln sich die bezeichneten Diffusionsströmungen offenbar gar nicht, da er eben ungetheilt bleibt. Wären dieselben im Batrachierei schon zur Zeit des ersten Lebenskeims vollendet, so müsste dieser, statt in der oberen Halbkugel zu bleiben, von dem oberen polaren Strome als dem stärksten gerade in die untere Dotterhälfte hinabgedrängt werden. Da jedoch die nachweisbare Abnahme in der Mächtigkeit und Verdichtung der Dotterrinde gegen den unteren Eipol hin die trägere Entwickelung der von unten aufsteigenden Diffusionsströme gewiss macht, so dürften alle übrigen Erscheinungen die Annahme begründen, dass jene Ströme auch während der ersten Dottertheilung noch nicht vollendet sind. Alsdann müsste aber der überwiegende Strom des oberen Pols in dem grössten Radius, also gegen den unteren Pol hin eine ruhende Masse in Bewegung setzen, während er in horizontaler Richtung ausweichend allerdings einen schwachen Gegenstrom zu überwinden hat, dafür aber durch die in derselben Richtung bestehenden centrifugalen Strömungen einen um so leichteren Abfluss findet. Diese Ueberlegung scheint mir geeignet, den Widerspruch zu lösen, welcher sich in der Erscheinung der ersten und der späteren Lebenskeimtheilungen offenbart. Was nun bei der ersten Theilung die besondere Richtung der Theilungsaxe unter allen im gleichen Niveau verlaufenden Durchmessern bestimmt, kann ich desswegen nicht sicher angeben, weil ich es unterlassen habe, dieselben an passenden (horizontalen) Durchschnitten mit einander zu vergleichen; mit Rücksicht auf die späteren Theilungen vermuthe ich aber, dass auch in der ganzen Dotterkugel der zur Theilungsaxe gewählte Durchmesser wenn auch unscheinbar länger ist, als die übrigen.

Für den zweiten Theilungsakt gilt dasselbe, was ich vom ersten sagte. Hinsichtlich der dritten und vierten „Meridionaltheilungen", welche an der unteren hellen Dotterhälfte als Längstheilungen gelten, will ich noch bemerken, dass ich ausnahmslos die sich theilenden Keime wie bei Aequatorialtheilungen entweder ganz oder beinahe vollständig in einem senkrechten Durchschitte antraf, woraus hervorgeht, dass die Theilungsebene der Dottersubstanz mehr oder weniger von der senkrechten abweichen sollte. Wenn aber darauf trotzdem äusserlich Längstheilungen erfolgen, die ausgesprochen meridionalen nach

M. Schultze (Nr. 52 S. 7. 8) allerdings in den seltenern Fällen, so kann dies wohl nachträglichen Verschiebungen der Dotterstücke zugeschrieben werden, wie solche schon den ersten Beobachtern des „Furchungsprocesses“ bekannt waren. Ich werde in dieser Ansicht durch die Dottertheilung an den unseren Batrachiereiern so ähnlichen Eiern des Petromyzon Planeri bestärkt, an denen M. Schultze (Nr. 92 S. 8. Taf. I) nach der ersten Aequatorialtheilung eine zweite und dritte beschreibt und abbildet, sodass wirkliche Längstheilungen selbst in der Ausführung des äusserlichen Furchennetzes ganz ausgeschlossen zu sein scheinen, und die Quertheilungen den normalen Vorgang darstellen, dessen äusserer Ausdruck jedoch an den Batrachiereiern nachträglich abgeändert wird. Dieser Vergleich liefert einen neuen Beleg für die von mir schon mehrfach erörterte Thatsache, dass die äusseren Bilder der Furchen über die eigentliche Richtung und den Verlauf der Dottertheilung uns keinen sichern Aufschluss geben können.

Ich glaube nun alles erörtert zu haben, was zur Begründung einer Theorie des ganzen Dottertheilungsprocesses nöthig erscheinen könnte. Ich habe zuerst gleichsam den Mechanismus der Dottertheilungen unter der Voraussetzung einer unbekannten, den radiären Zusammenhang hervorrufenden Ursache untersucht, dann dieses unbekannte x durch die wirklichen Werthe ersetzt, welche sich bei eingehender Betrachtung aller Erscheinungen als die wahrscheinlichsten ergaben, endlich die Bedingungen zu erforschen gesucht, unter denen jene nächsten Ursachen der Dottertheilung den andauernden Fortgang dieses Theilungsprocesses unterhielten. Ich will jetzt die aus diesen Untersuchungen gewonnenen Resultate kurz zusammenfassen, um den Vorgang, welchen ich behufs einer eingehenden Erörterung in verschiedene Abschnitte zerlegen musste, in seiner natürlichen Einheit und Einfachheit zu zeigen. — Das reife Ei besteht aus der Dottermasse, der sie umspülenden eiweisshaltigen Flüssigkeit und den Eihüllen, Dotterhaut und Gallerthülle; zur Einleitung und Unterhaltung der Entwickelungserscheinungen ist dann noch das Medium erforderlich, in welches das vom Eierstocke gelöste Ei gelangt, das Wasser. Sobald das Ei mit dem letzteren in Berührung tritt, wird durch die Dotterhaut ein erster endosmotischer Strom zwischen den sie beiderseits benetzenden Flüssigkeiten mit einem hohen Aequivalente der inneren eiweisshaltigen hervorgerufen; darauf folgt die relativ starke Zunahme aber gleichzeitige Verdünnung der letzteren. In dem Masse, als dieser Vorgang sich ausbildet, erfolgt die ganz offenbare, wenn auch in ihrem Zusammenhange mit jenem Vorgange noch

nicht aufgeklärte Verdichtung der Dotterrinde. Diese wiederum scheint mir eine zweite endosmotische Strömung zwischen der extra- und der intravitellären Flüssigkeit herzustellen und so zur wichtigsten Bedingung der weiteren Entwickelung zu werden. Denn wenn das durch die Endosmose eingeführte Wasser die Dottersubstanz überhaupt nothwendig auflösen muss, um so den für die lebendige Entwickelung unentbehrlichen Stoff herzustellen, so vernichtet doch diese Auflösung, sobald sie sich regellos im Dotter verbreitet, jede Organisation desselben und damit die Möglichkeit seiner Fortentwickelung, während sie durch den Einfluss der Dotterrinde in bestimmter Form geregelt, gerade zum Ausgangspunkte für die Herstellung eines Organismus wird. Durch die endosmotische Wirkung der verdichteten Dotterrinde wird nämlich die Auflösung des Dotters auf einen inneren Umbildungsheerd beschränkt, dessen excentrische Lage statt einer vollständigen Symmetrie der radiären Diffusionsströmung, welche gleich der Formlosigkeit zur Zerstörung des Ganzen führen müsste, eine Differenz seiner fortdauernden Beziehungen zur Aussenwelt oder der Diffusionsströme setzt, welche im Kampfe um die Ausgleichung die Theilung des ersten Lebenskeims und der ganzen Dotterkugel, damit aber auch den Fortgang der Entwickelung bedingen. Denn in jedem neuen Dotterstücke wiederholt sich dasselbe Schauspiel: die verschiedenen Stromlängen der radiären Diffusion veranlassen die Verschiebung des Sammelpunktes, des Lebenskeims, in der Richtung des längsten Stromes, und weil dieser sich beständig bipolar entwickelt, die Zweitheilung des ersteren, sowie in Folge dessen des ganzen Dotterstückes. Ein einfacher aber eigenthümlich geregelter physikalischer Process spielt sich in der Dottermasse des lebensfähigen Eies ab und die Theilungen der Dotterstücke und ihrer Umbildungsheerde sind nur der sichtbare Ausdruck desselben.

Dass es sich jedoch dabei nicht um Organismen handelt, sondern erst um eine Vorbereitungsstufe solcher, bedarf nach dem Gesagten wohl keiner besonderen Erörterung: von den ganzen Dotterstücken wurde es bereits erwiesen, und von den Lebenskeimen ergibt es sich von selbst, wenn man über die flüchtigste Untersuchung hinausgeht, — sie sind eben gar keine begrenzten Körper, sondern bloss die Stellen der kontinuirlichen Dottersubstanz, wo deren feste Theile vollständig aufgelöst sind. Doch aber verdienen sie ihren Namen, denn einmal bilden sie die ersten Anlagen des künftigen Zellenleibes, welche durch allmähliche Um- und Anbildung der übrigen Dottermasse diese endlich ganz in ihren Bereich ziehen, andererseits entstehen in ihrem Innern unmittelbar die

Protoplasmaklümpchen, welche als Kernkeime die späteren Zellenkerne zusammensetzen. Da nun die ganze Dottermasse das vollständige Material zur Bildung von Zellen, von „Elementarorganismen" liefert und durch allmähliche Umwandlung in solche übergeht, so könnte sie als unreifes Protoplasma bezeichnet werden, während die Lebenskeime das zur Lebensfähigkeit umgewandelte, reife Protoplasma darstellen, welches nur noch in eine bestimmte Form gebunden zu werden braucht, um einen einfachsten Organismus, den Anfang eines wirklichen Lebens zu bilden. Diese Form erscheint nicht am ganzen Lebenskeim, sondern zunächst bloss in seinem Innern, nämlich an den Zellenkernen durch Vermittelung der Kernkeime. Diese letzteren entstehen in der zarten Substanz der Lebenskeime als etwas festere Protoplasmaklümpchen oder -körner, welche durch Karmin lebhafter gefärbt werden als die übrige Masse und dadurch schon an den Unterschied eines Zellenkerns vom Zellenleibe erinnern. Ob ihnen aber schon die Bezeichnung von Organismen zukomme, vermochte ich durch Beobachtung nicht sicher zu entscheiden; ich konnte sie erst nach der zweiten Dottertheilung wahrnehmen, fand aber alsdann schon mehre vor, welche im Lebenskeime zerstreut lagen und niemals sichere Anzeichen eines Wachsthums und einer Fortpflanzung bei ihrer auffallend raschen Vermehrung offenbarten. Desshalb wird mir die freie Bildung jedes einzelnen Kernkeimes wahrscheinlich; und wenn ich überlege, dass sie eine so schnell vergängliche selbstständige Existenz führen, um als in dieser Existenz bedeutungslose Einzeltheile erst durch ihre Verschmelzung unzweifelhafte Lebensträger zusammenzusetzen, so muss ich mich der Ansicht zuneigen, dass die Kernkeime unorganisirte Körner seien, welche ihre fortdauernde Neubildung der eigenthümlichen molekulären Zusammensetzung der beständig wachsenden Lebenskeimmasse verdanken und abgesehen von der Grösse den bekannten dichteren Protoplasmatheilchen verglichen werden können, welche das sogenannte granulirte Aussehen der meisten Zellen hervorrufen. Bei einer solchen Auffassung der Kernkeime kann es nicht auffallen, dass sie auf die an den Lebenskeimen und ihren Höfen sich abspielenden Vorgänge ohne Einfluss bleiben: die letzteren verlaufen ganz gleich, ob die Kernkeime fehlen (erster Lebenskeim und die Höfe) oder vorhanden sind. Ich habe daher mit Recht dieselben unbeachtet lassen dürfen, so lange sie in den Lebenskeimen zerstreut den geringeren Theil derselben bildeten. Sobald sie sich aber bis zu dem Masse vermehrt haben, dass sie einen dichten, den Lebenskeim beinahe ausfüllenden Haufen bilden, also die übrige Lebenskeimmasse bedeutend überwiegen, so

erscheinen sie auch als die wesentlichen Träger der den Lebenskeimen zugeschriebenen Thätigkeit; an ihnen werden alsdann das Wachsthum (durch äussere Anlagerung neugebildeter Kernkeime) und die Theilungen kenntlich, welche ich ausführlich an den ganzen Lebenskeimen erörterte. Doch darf hierbei nicht vergessen werden, dass, so lange die Kernkeimhaufen wirklich das sind, was ihr Name aussagt, also bloss die Summe der noch diskreten Kernkeime, sie ihrem Wesen nach sich von den einzelnen dieser ihrer Theile nicht unterscheiden. Sie sind dann für die künftigen Zellenkerne ebendasselbe, was die unveränderte Lebenskeimmasse für den Zellenleib darstellt, — das reife aber noch unorganisirte Protoplasma. Diese Organisation oder die eigentliche Form des Lebendigen wird eben durch die Verschmelzung der Kernkeimhaufen zu den soliden Zellenkernen hergestellt, welche natürlich im einzelnen nicht nachzuweisen ist, sodass auch keine bestimmte Grenze zwischen beiden Zuständen gefunden werden kann. Jedenfalls besitzt aber der fertige Zellenkern die bezeichnenden Merkmale des Lebens. Sein Wachsthum geht innerhalb seiner bestimmten äusseren Grenzen vor sich, kann also nur auf einer Innenaufnahme neuen Stoffes, auf einer Ernährung beruhen. Die Fortpflanzung der Kerne habe ich bereits ausführlich beschrieben; sie beruht auf einem lokal beschränkten oder überwiegenden Wachsthum, sodass, was sonst die Vergrösserung des Ganzen hervorgerufen hätte, in jenem Falle die excessive Ausbildung eines Theils bewirkt, welcher dadurch zu einem neuen Ganzen sich absondert. Man kann eine solche Erscheinung einer Knospenbildung vergleichen, wobei die endliche Ablösung des hervorsprossenden Theils offenbar mechanisch erfolgt, und noch allgemeiner sich dahin ausdrücken, dass *diese Fortpflanzung auf einem Wachsthum nicht über das individuelle Mass hinaus*, wie es häufiger ausgesprochen wird, *sondern über die individuelle Form hinaus beruhe.**

* Ich bemerkte schon, dass die Bilder der sich fortpflanzenden Zellenkerne in mir die Ansicht erweckten, dass ihre Knospenbildung je auf eine Stelle beschränkt sei. Aber wenn dieselbe auch unter Umständen nach zwei Seiten erfolgte, und alsdann beinahe je eine Hälfte des Muttergebildes umfasste, das letztere in die neuentstehenden Theile vollständig aufgenommen würde, so wäre der von mir aufgestellte Typus dadurch nicht wesentlich verändert. Die Unterscheidung, dass in dem letzteren Falle die ganze vorhandene Masse sich in zwei Hälften sondert, im ersteren Falle dagegen nur der Stoffzuwachs an einer Stelle abgelagert wird, stützt sich nur auf die äussere Erscheinung und ist fehlerhaft, weil sie die Vorstellung wesentlich verschiedener Ursachen in beiden Vorgängen einschliesst. Wenn die allmähliche Theilung in zwei gleiche Hälften unabhängig von der Ernährung

Fragt man nun nach den Ursachen jener Abänderung des gleichmässigen Wachsthums, so halte ich es von vornherein für unberechtigt, dieselben, namentlich solange in den Kernen differente Theile fehlen, aus hypothetischen Wirkungen hypothetischer Theile, z. B. durch besondere Anziehungscentren, zu erklären. Jede Lebenserscheinung ist allerdings der Ausdruck der an der betreffenden Stelle irgendwie veränderten Ernährung oder des Stoffverbrauchs; aber diese nächsten Lebensursachen, mögen sie sich nun allgemein oder lokal äussern, bleiben immer gleichsam das Medium, wodurch alle äusseren Einwirkungen, welche das Leben unterhalten, in die ihm eigenen Erscheinungen übergeführt werden. Dem Organismus eigenthümlich ist im Grunde nur diese Fähigkeit des An- und Umbildens, welche bei einer homogenen Beschaffenheit desselben überall die gleiche bleiben muss. Tritt nun doch in einem solchen Falle eine Abänderung in der Gleichmässigkeit der Wirkungen ein, so kann man die Veranlassung dazu, also zu einem einseitigen Wachsthume oder der lokalen Steigerung der Nahrungszufuhr nur den äusseren Einflüssen zuschreiben. Wenn wir aber einen Blick zurückwerfen auf die allmähliche Entwickelung der Zellenkerne aus den Kernkeimhaufen und den Lebenskeimen, so erhellt, dass die centripetalen, zuführenden Diffusionsströme, welche die Masse der Lebenskeime vermehrten, darin die dauernde Neubildung von Kernkeimen unterhielten, auch die Nahrungszufuhr der Zellenkerne besorgen und hier wie dort mit einem wenigstens äusserlich scheinbar gleichen Erfolge wirken, also ebensowohl das gleichmässige, wie das ungleichmässige Wachsthum mit den folgenden Theilungen hervorrufen. Hierbei lässt sich nicht verkennen, dass die aus den Er-

---

gedacht wird, so ist sie keine Lebenserscheinung mehr; die Ungleichmässigkeit der Ernährung kann aber, wie im Folgenden noch näher erörtert wird, nur auf der Ungleichmässigkeit der radiären Ernährungsströme beruhen, sodass ein Ueberwiegen des Wachsthums nach zwei Seiten hin auf eine entsprechende Spaltung des stärkeren Ernährungsstromes hindeutet, während derselbe im andern Falle vollständig nach einer Seite gerichtet ist. Hierbei kann aber natürlich die Substanz des Kerns in die früherbestandene und die neuhinzukommende nicht wirklich geschieden gedacht werden; es bleibt morphologisch immer eine und dieselbe, welche bei den durch das Wachsthum hervorgerufenen Molekularbewegungen entweder an einer umschriebenen Stelle, theilweise, und zwar gewöhnlich in dem Masse, als sie zunimmt, oder nach zwei Seiten über ihre frühere Form hinausgedrängt wird. Der Erfolg ist in beiden Fällen ganz derselbe: die Neubildung zweier Körper statt des ursprünglichen einen, und der Unterschied beruht nur darin, dass der stärkere, überwiegende Ernährungsstrom einmal nach einer Richtung abgelenkt, das andere Mal in zwei Schenkel gespalten erscheint, wobei der vollständige Uebergang des Muttergebildes in die sich absondernden Hälften nur mehr ein zufälliger Umstand ist, der bei der einseitigen Knospung selbstverständlich nicht eintreten kann.

scheinungen erkannten Entwickelungsvorgänge der Lebenskeime, obgleich ich sie nach den früheren Erörterungen nicht für lebendige halten kann, der Lebensthätigkeit der dabei erzeugten Zellenkerne sehr viel näher stehen, als etwa ähnlichen Vorgängen anorganischer Körper. Die Lebenskeime wachsen, und dieses Wachsthum bringt Bewegung und Vermehrung hervor, und zwar gerade desshalb, weil es keine Anlagerung von aussen, wie bei den anorganischen Körpern, sondern eine wirkliche Innenaufnahme ist, indem die Bewegung der Stoffzufuhr bei dem halbflüssigen Zustande der Substanz sich in die letztere fortsetzen, die neuhinzugekommenen Theilchen in deren Inneres einführen kann. Dass dies in der That stattfindet, erhellt unzweifelhaft aus den Bewegungen der Lebenskeime bei ihrer Vermehrung: die Stofftheilchen müssen vielfach aneinander verschoben werden, da die einzig mögliche Ursache der ganzen Erscheinung von einer anderen Seite auf den Lebenskeim wirkt, als wo der Effekt, die neuen Theile erscheinen. — Wenn aber auch die Vorgänge, welche das Wachsthum und die daraus resultirenden Erscheinungen der Lebenskeime und der Zellenkerne bedingen, dieselben sind, so sind doch jene ihre Wirkungen durch das wechselnde Objekt, an dem sie sich offenbaren, wesentlich von einander unterschieden. Zunächst mache ich darauf aufmerksam, dass jene Erscheinungen nicht Eigenschaften des betreffenden Stoffes, des reifen Protoplasmas an sich sind, sondern von bestimmten, gesetzmässig angeordneten Beziehungen desselben zu seiner Umgebung, von der beschriebenen Protoplasmaströmung abhängen. Sie sind also das Resultat einer gewissen Organisation des lebensfähigen Stoffes. In dem ausgewachsenen Eierstocksei ist nur ein formloses, unreifes Protoplasma enthalten; unter gewissen Umständen entwickelt sich darin eine gesetzmässige Bewegung, es wird organisirt und erhält als sichtbaren Ausdruck davon die bestimmte äussere Gestalt (Dotterkugel). Diese Organisation leitet zugleich die Umbildung des Stoffes ein, welche sich aber nicht gleichmässig und sofort auf die ganze Dotterkugel erstreckt (wodurch allein dieselbe zu einem Organismus werden könnte), sondern auf einzelne bestimmte Stellen beschränkt, wo der Dotter in lebensfähiges Protoplasma verwandelt wird. Indem diese Umbildungsheerde eben die Organisationscentren sind, treffen die Bedingungen für jene Erscheinungen zusammen, welche uns durchaus als Lebenserscheinungen imponiren. Aber an den Lebenskeimen entspricht das sichtbare Bild nicht dem objektiven Zustande. Ich habe von ihnen wie von wirklichen Körpern nur aus Rücksicht auf die bequeme Beschreibung und mit dem Vorbehalt gesprochen, dass man stets

des eigentlichen Thatbestandes bewusst bleibe. Wenn aber der letztere lehrt, dass die Lebenskeime nach allen Seiten kontinuirlich mit dem übrigen Dotterprotoplasma zusammenhängen, dass sie überhaupt nur die sichtbaren Sammelpunkte der ganzen radiären Diffusion sind, so folgt daraus, dass die Vorgänge, welche uns als ihr „Wachsthum" und ihre „Fortpflanzung" erscheinen, ebensowenig auf ein bestimmtes Gebiet beschränkt sind, und gleichfalls allseitig ohne irgend eine Grenze in die Bewegungen des offenbar leblosen Protoplasmas, der unveränderten Dottersubstanz übergehen. Weil es nun Lebenserscheinungen ohne bestimmt begrenztes Objekt nicht geben kann, da man unter jenem Ausdrucke nicht gewisse Bewegungen an sich, sondern Vorgänge in und an bestimmten Körpern, eben den Organismen, versteht, so kann die organisirte Bewegung des lebensfähigen Protoplasmas erst dann als wirkliches Leben aufgefasst werden, wenn sie in bestimmte Schranken eingeschlossen, sich desshalb auch in bestimmten Leistungen innerhalb derselben offenbart. Es ergibt sich also aus dieser Ueberlegung, dass die radiäre Diffusion jedes Dotterstückes dieses beschränkte Gebiet zur Bethätigung des Lebens erst in dem *fertigen Zellenkerne* findet, *welcher daher die erste Lebensform in dem sich entwickelnden Batrachiereie* darstellt. — Aus diesem Grunde unterscheide ich die Dotterstücke, sobald sie einen fertigen Zellenkern enthalten als *Embryonal- und Dotterzellen* von den vorher kernlosen Dotterstücken, obgleich schon aus der früheren Darstellung hervorgeht, dass beide Zustände nirgends scharf getrennt sind, sondern allmählich in einander übergehen. Jene Zellenkerne verzehren das um sie noch angesammelte reife Protoplasma sehr bald, sodass endlich jedes neu umgebildete Quantum der sie umgebenden Dottersubstanz eben nur zum Leben der Kerne, namentlich zu ihrer andauernden Fortpflanzung hinreicht.

So erscheinen denn die Embryonal- und Dotterzellen sehr bald als grössere oder kleinere Körperchen von scheinbar unveränderter Dottersubstanz, welche einen Kern einschliesst; sie stimmen mit ausgebildeten, vollkommenen Zellen nur durch den Besitz des lebendigen Kerns überein, während ihr eigentlicher Zellenleib noch aus durchaus unreifem, nicht lebensfähigem Protoplasma besteht, welches durch die Kernvermehrung gerade ebenso wie bei den früheren Dottertheilungen in immer kleinere Stücke zerfällt, aber von einer Ernährung und deren Folgen nichts wahrnehmen lässt. Die Embryonalzelle ist daher als Ganzes ebensowenig wie die Dotterkugel oder die kernlosen Dotterstücke ein vollständiger Elementarorganismus oder „das wahre Urbild von

Zellen". * Sie ist nur die letzte Umbildungsstufe in der ganzen langen Entwickelungsreihe von der Entstehung des formlosen unreifen Protoplasmas bis zur Herstellung einer vollkommen fertigen, lebendigen Zelle, in welche sie durch die fortgesetzte Umbildung der Dottersubstanz in reifes, lebensfähiges und sich wirklich ernährendes Protoplasma übergeht. Dieser Vorgang beruht, wie ich schon auseinandersetzte, in einer Schmelzung der Dottertäfelchen und Dotterkörner während der andauernden radiären Protoplasmaströmung. Wenn aber dieser Process, welcher die Ernährung des Zellenkerns besorgt, abgelaufen ist, so muss natürlich eine bis dahin fehlende und entbehrliche Ernährung des Zellenleibes selbst eintreten, wenn der ganze Organismus am Leben bleiben soll. Dass diese Ernährung, die Stoffaufnahme von aussen her nicht plötzlich in dem fertigen Zellenleibe erscheine, sondern allmählich und wohl schon während der letzten Periode der Dotterschmelzung sich entwickele, scheint mir eine selbstverständliche Annahme, wenn man einmal erkannt hat, wie die allmähliche Ablösung vergänglicher Zustände, die Entstehung der Ursachen zu solchen Veränderungen als unscheinbare Begleiterscheinung in viel früheren Perioden ganz eigentlich zum Wesen der organischen Entwickelung gehören.

Am Schlusse dieser Betrachtungen über die Dottertheilung angelangt, will ich noch auf die allgemeine Bedeutung der daraus gewonnenen Ergebnisse hinweisen. Während die ältere Lehre, indem sie in der Dottertheilung ganz richtig eine Neubildung von Zellen in einer nichtzelligen Keimstätte sah, doch über die äussere Erscheinung, über die geheimnissvolle Zusammenfügung von Kern und Zellenleib nicht hinausging, machte es sich andererseits die moderne Auffassung, welche dem Zusammenhange der Erscheinungen nachzuspüren begann, wieder zu leicht, wenn sie schematisirend und unter Vernachlässigung der thatsächlichen Verhältnisse in der Dottertheilung nur den Vorgang einer besonders fruchtbaren Zellenfortpflanzung zu erkennen glaubte. Auf Grund meiner Beobachtungen und vom Standpunkte der daran geknüpften Betrachtungen darf ich vielmehr behaupten, dass die Dottertheilung der äussere Ausdruck eines Entwickelungsvorganges ist, dessen einzelne Abschnitte weder formell, noch materiell gleichartig sind, während dessen die ursprüngliche Dottersubstanz alle Phasen von einem nicht lebensfähigen Stoffe und einer formlosen Masse

---

* Vgl. Schultze Nr. 93 S. 9. Dass Schultze unter seinen Embryonalzellen vorherrschend die „Furchungszellen" versteht, ist S. 9—11 ganz unzweideutig ausgesprochen.

bis zum fertigen Elementarorganismus mit ganz allmählichem Fortschritte durchläuft, und wobei das unermüdliche Spiel der fortlaufenden Theilungen nur eine Begleiterscheinung jener fundamentalen Vorgänge darstellt. Diese bieten unserer Betrachtung zunächst wohl die einzige Gelegenheit, die Entstehung des Lebens aus Nichtlebendigem zu belauschen, den nothwendigen Zusammenhang zu finden zwischen der durch äussere Bedingungen und Einflüsse hervorgerufenen Zusammenziehung der formlosen Dottermasse zur Dotterkugel, der dadurch erzeugten radiären Anordnung der Diffusionsströme und der daraus folgenden Bildung des ersten Lebenskeimes, zwischen den an dem letzteren sich offenbarenden Veränderungen, gleichsam Lebenserscheinungen ohne Objekt, und ihrer Fixirung in bestimmte Schranken, wodurch der Elementarorganismus vollendet wird. Eine durch die eigenthümliche Zusammensetzung der Substanz gewährleistete, fortschreitende Beschränkung regelloser allgemeiner Bewegungen in immer engere Kreise bedingt die Entwickelung, das Leben; und desshalb darf die Reihe von Entwickelungsvorgängen, welche wir nach ihrer äusseren Erscheinung kurzweg Dottertheilung nennen, von der Entwickelung des Eierstockseies durchaus nicht wesentlich getrennt gedacht werden, sondern ist vielmehr ebenso sehr eine unmittelbare Folge der letzteren, welche ja alle wesentlichen Bedingungen jener fortschreitenden Beschränkung schuf, wie die nachstehend zu betrachtende Bildung des Embryo nicht bloss im Anschlusse an die Dottertheilung erfolgt, sondern in eigenthümlichen Umständen schon der ersten Akte derselben begründet wird.

Ich glaube nicht, dass es möglich ist, den Dottertheilungsprocess in demselben Umfange wie an den Eiern der Batrachier auch an denen anderer Wirbelthiere zu untersuchen. Die entgegenstehenden Hindernisse beruhen nicht nur in den Eiern selbst, sondern auch in den äusseren Umständen ihrer ersten Entwickelung, welche das Sammeln aller beliebigen Entwickelungsstufen erschweren. Man wird sich daher zunächst darauf beschränken müssen, die Uebereinstimmung aller Wirbelthiereier hinsichtlich der Dottertheilung anzunehmen, sobald man die meisten Einzelheiten derselben, wie sie an den Batrachiereiern erkannt werden können, auch nur von einander getrennt an den verschiedenen Eiern der Fische und Amnioten wieder findet. — Der äussere Vorgang der Dotterzerklüftung und der Uebergang der Dotterstücke in die Embryonalzellen des Keims ist bekanntlich in allen Wirbelthiereiern nachgewiesen; dass jedem Akte der Dottertheilung eine entsprechende Theilung eines kernartigen Centralgebildes vorangehe, hat Kupffer unmittelbar an durch-

sichtigen Fischeiern beobachtet (No. 105 S. 214). Ueber die Entwickelung dieser Centralgebilde und namentlich des ersten derselben ist jedoch bisher nichts bekannt geworden; die Thatsache, dass sie zuletzt in unzweifelhafte Zellenkerne übergehen, genügte, sie in allen Phasen der Dottertheilung mit solchen Kernen zu identificiren. Um so interessanter sind daher die Beobachtungen Oellacher's, welcher in den Dottertheilstücken des Forelleneies statt der allgemein angenommenen einfachen Kerne Gruppen von kernartigen Gebilden in Lücken der Dottersubstanz oder in einer „auffallend feinkörnigen" Masse eingeschlossen antraf (No. 106 S. 410—411). In den späteren Stadien der Dottertheilung sah er auch je zwei solcher Kerngruppen in einem Dotterstücke, endlich aber statt ihrer grössere einfache Kerne, welche bisweilen gekerbt erschienen (a. a. O. S. 413—414). Auf Grund dieser Beobachtungen schliesst sich Oellacher im wesentlichen der Anschauung Remak's betreffs der Batrachiereier an und hält die Elemente jener Gruppen für wirkliche Kerne, welche durch fortgesetzte Theilung aus einem einfachen ersten Kerne hervorgingen, welchen Oellacher allerdings nur am unzerlegten Keime gesehen zu haben glaubt (S. 409. 415). Diese Kerne würden endlich zu je einem in die kleineren Dotterstücke vertheilt, wobei sie ansehnlich wüchsen, sich aber auch noch nachträglich theilten, wie aus den gekerbten Kernen hervorgehe (S. 416). Ein solcher Zusammenhang der Erscheinungen wurde von Oellacher nicht wirklich beobachtet (S. 410), sondern bloss angenommen im Anschlusse an die entsprechende Remak'sche Darstellung von den Batrachiereiern. Wenn ich aber schon die letztere als irrthümlich zurückwies, wenn ferner die gleiche Annahme Oellacher's für das Forellenei den grössten Schwierigkeiten in seinen eigenen Beobachtungen begegnet, so finde ich dagegen in den letzteren viel mehr Uebereinstimmung mit meiner die Batrachier betreffenden Darstellung. Von jenen Schwierigkeiten will ich nur auf eine hindeuten. Da die vermeintlichen Kerne während längerer Zeit gruppenweise und in wechselnder Anzahl, später aber einzeln in die sich neubildenden Dotterstücke vertheilt werden, so kann man weder den ganzen sich theilenden Dotterstücken, noch den einzelnen Gruppenelementen einen gesetzmässigen Einfluss auf ihre Vertheilung zuschreiben; dann sieht man sich aber vergeblich nach einem weiteren Momente um, welches nach Ausschluss jeder Gesetzmässigkeit und Nöthigung bei jenem Vorgange dennoch ein gesetzmässiges Endresultat, nämlich die Einkernigkeit der Embryonalzellen herbeiführte. Wenn es aber schwierig und undankbar ist, Lücken in der Beobachtung durch Hypothesen auszufüllen, so gelingt dies, wie mir scheint, auch

im vorliegenden Falle leichter durch den Vergleich mit nahe verwandten aber im Zusammenhange beobachteten Erscheinungsreihen. Indem ich den Angaben OELLACHER's eine ähnliche Deutung gebe wie denen REMAK's, also die Elemente der Gruppen mit meinen Kernkeimen vergleiche, glaube ich alle weiteren Einzelheiten der OELLACHER'schen Beobachtungen befriedigend erklären zu können. Zunächst wäre auch im Forelleneie der Begriff der in den Dotterstücken befindlichen Centralgebilde auf die ganzen Inseln feinkörniger Dottersubstanz auszudehnen, in welchen die Kernkeimhaufen eingebettet sind. Wo dieselbe etwa vermisst wurde, deuten die sie vertretenden Lakunen, welche unzweifelhaft ebenso entstehen, wie ich es an den Batrachiereiern beschrieb, auf ihre Anwesenheit im normalen Zustande hin. Die Annahme, dass das von OELLACHER gesehene erste Centralgebilde, nämlich eine grössere kugelige Masse mit einem kleineren Körperchen in ihrem Innern, einem ersten Lebenskeime mit seinem Hofe entspreche, also die Kernkeime in ihm oder seinen nächsten Nachkommen als isolirte Neubildungen entstehen, scheint mir jedenfalls wahrscheinlicher als die Auffassung, dass jenes Centralgebilde oder der vermeintliche erste Kern in einem Akte in eine grössere Anzahl bedeutend kleinerer Körperchen zerfiele, deren Masse nur einem sehr kleinen Theile des ersteren gleichkäme.* Endlich bleibt es bei der OELLACHER'schen Auffassung, wie schon bemerkt, schlechterdings unbegreiflich, wie und warum seine vermeintlichen Kerne, nachdem sie längere Zeit haufenweise in die neu zu bildenden Dotterstücke einwanderten, zuletzt durchgängig zu je einem in denselben vertheilt werden, während andererseits einige dieser einzelnen Kerne zu gleicher Zeit durch ihr gekerbtes Aussehen eine massenhafte Produktion andeuten sollen. Gegenüber diesen mit

* OELLACHER gibt den Durchmesser des „ersten Kerns" auf 80 μ, denjenigen der vier „Kernhäufchen" nach der zweiten Dottertheilung auf 13—16 μ an (No. 106 S. 412). Betrachtet man beiderlei Gebilde als Kugeln und berechnet darauf aus ihren Durchmessern ihren Inhalt, so ergibt sich, dass die Gesammtmasse der vier Häufchen nur $^1/_{40}$ derjenigen des „ersten Kernes" beträgt. Wenn aber OELLACHER im Anschlusse an seine Zahlenangaben meint: „Dies beweist zur Genüge, dass einer Ableitung jener Körperchen vom ersten Kern, was die Massenverhältnisse anlangt, Nichts im Wege steht" — so ist der Irrthum schon beim ersten Blicke auf die Zahlen so handgreiflich, dass man nur annehmen kann, OELLACHER habe das Massenverhältniss dem Längenverhältnisse der Durchmesser gleichgesetzt. An einen Schreib- oder Druckfehler in den Zahlenangaben ist desshalb nicht zu denken, weil nach den Massangaben für die zwei Kernhäufchen nach der ersten Dottertheilung (S. 411) ihre Gesammtmasse sich halb so gross herausstellt, als diejenige der vier Häufchen, — ein Verhältniss, welches durchaus mit meinen Befunden am Batrachierei übereinstimmt.

einander wenig übereinstimmenden Momenten ergibt sich ein ganz einfacher und natürlicher Zusammenhang der Erscheinungen, sobald man die angegebene Analogie mit den Batrachiereiern annimmt. Sind die Elemente der von Oellacher beobachteten Gruppen wirkliche Kernkeime, so brauchen sie sich nicht einzeln in den Dotterstücken zu vertheilen, um die einfachen Zellenkerne zu bilden, sondern die ganzen Gruppen verschmelzen eben zu den letzteren; alsdann ist sowohl die auffallende Grössenzunahme der fertigen einzelnen Kerne gegenüber den Gruppenelementen, als auch das gekerbte Aussehen der ersteren als Ausdruck der sich vollziehenden Verschmelzung leicht verständlich und nach meinen Beobachtungen über die Entwickelung der Eifollikel nicht ohne unterstützende Analogie. — So glaube ich auch schon aus den unzusammenhängenden Daten über den ganzen Process der Dottertheilung in den Fischeiern eine Ueberstimmung desselben mit dem gleichen Vorgange bei den Batrachiern herausfinden zu können; und da die Eier der Teleostier denjenigen der Plagiostomen, Reptilien und Vögel noch ähnlicher sind als den Batrachiereiern und den ihnen nächstverwandten Formen (Eier der Cyklostomen, Ganoiden), so lässt sich die Analogie mit den genannten Klassen und selbst den Säugethieren mit grosser Wahrscheinlichkeit voraussehen.*

Der Unterschied aber, auf welchen die Eintheilung aller Wirbelthiereier in zwei Gruppen, nämlich in holo- und meroblastische begründet wird, bedarf hier noch einer kurzen Erwähnung, obgleich seine eigentliche Bedeutung erst im folgenden Abschnitte behandelt werden kann. Hier erhebt sich nur die Frage nach den Ursachen, welche den grösseren Abschnitt des Dotters der meroblastischen Eier (Teleostier, Plagiostomen, Reptilien, Vögel) der Theilung entziehen, und nach den Grenzen, welche dadurch ihrer Analogie mit den holoblastischen Eiern (Cyklostomen, Batrachier, Säuger) gesteckt werden. Ohne auf die Untersuchungen ausführlich einzugehen, welche ich zu diesem Zwecke an Hühnereiern anstellte, und deren Mittheilung ich einer besonderen Arbeit vorbehalte, will ich hier nur kurz die wichtigsten Ergebnisse hervorheben. Man unterscheidet bekanntlich an den meroblastischen Eiern den eigentlichen Keim, welcher allein zerklüftet werde, von dem Nahrungsdotter, welcher

---

* Ich darf hier wohl die Bemerkung hinzufügen, dass ich auch an den Eiern der Ascidien als erstes und zwar stark excentrisches Innengebilde des Dotters nicht einen wirklichen Kern, sondern eine nicht scharf begrenzte helle Dottermasse antraf, in welcher erst nach der ersten oder zweiten Theilung ein deutlich begrenztes kernartiges Centrum auftrat.

davon nicht berührt werde. Ich finde aber nun, dass der unmittelbar unter dem Keime befindliche Theil des Nahrungsdotters gleichfalls, aber so langsam und spät an der Zerklüftung und Bildung kernhaltiger Dotterstücke theilnimmt, dass er durchaus nicht zu dem eigentlichen Keime gerechnet werden könnte. Während der Zerklüftung des letzteren, wobei um die getheilten Centralgebilde sich sofort die neuen Dotterstücke absondern, gerathen einige jener kernartigen Centra oder schon fertigen Kerne in die darunterliegende Schicht des Nahrungsdotters, ohne sogleich eine entsprechende Absonderung der sie zunächst umgebenden Dottermasse hervorzurufen. Erst allmählich und zum Theil nach der vollständigen Ablösung des Keims vom Nahrungsdotter durch die zwischenliegende Keimhöhle vollzieht sich jene Absonderung, deren Produkte die bekannten Dotterelemente am Boden der Keimhöhle sind; und es ist nicht unwahrscheinlich, dass einige jener freien Kerne die betreffende Anpassung der umgebenden Dottermasse überhaupt gar nicht herbeiführen, also wirkungslos zu Grunde gehen. Die Entstehung dieser eigenthümlichen Dotterelemente, deren Bedeutung ich erst später erörtern kann, lehrt aber deutlich, dass der Dottertheilungsprocess am Keime keine scharfe Grenze findet, sondern in seinen fundamentalen Vorgängen allmählich in den Nahrungsdotter ausläuft, dass also sein sichtbares Ergebniss gleichsam stufenweise abnimmt. Dies weist uns aber bereits auf das Batrachierei hin, an welchem wir ebenfalls die eigentliche Theilung, wenigstens in ihren ersten Akten, nur allmählich und langsam in die untere Eihälfte fortschreiten sehen; denkt man sich bei einer relativ ausserordentlichen Ausdehnung dieser Hälfte den Fortschritt der abwärts ziehenden Spalten endlich vollständig sistirt, so dass nur noch die oberen Abschnitte der betreffenden Dottermassen an der weiteren Zerklüftung theilnehmen, so hat man das Verhältniss der meroblastischen Eier, wie ich es besonders am Hühnereie, aber auch am Forelleneie verfolgte. — Durch diese Vorstellung wird man auch gleich auf die Ursachen der Abweichung aufmerksam: die relativ grosse Ausdehnung der Dottermasse unter dem ersten Theilungscentrum, welches ganz peripherisch im eigentlichen Keime liegt, also die ausserordentliche Länge der betreffenden Diffusionsradien macht die Ausbildung von in ihnen verlaufenden zweiseitigen Diffusionströmen, bevor die Diffusionssysteme in den oberen Dotterabschnitten sich bereits anderweitig verschieben, unmöglich, setzt sie ausser Wirksamkeit, sodass jene ihre Thätigkeit allein fortsetzen. Was also bei den Batrachiereiern nur während der ersten Theilungsakte stattfand, der Ausschluss der unteren Diffusionsströme, wodurch allein die Excentricität des

vom Keimbläschen zurückgelassene Höhle sich zu der bezeichneten, während der Embryonalentwickelung sichtbaren umwandle. Sie dehne sich bedeutend aus, beginne dann „sich regelmässig zu gestalten, indem die einzelnen Dottermassen wie die Steine eines Gewölbes sich an einander lagern", und sehe endlich aus „wie die gut abgerundete Höhle eines Backofens" (No. 14 S. 492. 495). Ueber die weiteren Schicksale dieser Höhle gibt aber v. Baer keinen Aufschluss. — Was die einzelnen Theile des Eies betrifft, so erklärt v. Baer den dunklen, ziemlich dicken Ueberzug für den lebendigen Keim, welcher allmählich den übrigen hellen Dotter überzieht und sich dabei von ihm absondert, und zwar nicht nur äusserlich durch die von Rusconi zuerst beschriebene halbmondförmige Furche, sondern auch innerlich (No. 8 II S. 284. No. 14 S. 497). „Man unterscheidet deutlich in der Dottermasse, die über der innern Höhle liegt, eine obere Schicht, aus dunklerer Masse bestehend, von einer unteren. Jene ist der Keim, wie die weitere Ausbildung zum Embryo lehrt. Ja ich glaubte in dem Keime selbst allmählich wieder zwei Schichten zu erkennen, von denen die untere grössere Elementarmassen hat, als die obere, sodass ich an die beiden Schichten im Keime der Vögel und anderer Lungenthiere erinnert wurde, die animale und die vegetative" (No. 14 S. 497). Jene helle Stelle, welche Dutrochet für den After hält, sei dies ganz gewiss nicht, sondern „wohl ganz einfach für eine langsam sich überdeckende Stelle der Dotterkugel zu halten, die, wie ich glaube, dadurch veranlasst wird, dass der Keim, dessen Rand nicht ohne einige Dicke ist, die Dottermasse vor sich herschiebt. Wenigstens sieht man diese in Durchschnitten wie einen Pfropf vorragen" (No. 8 II S. 285). Da die vegetative Schicht später einen Sack bilde, dessen erweiterte Mitte den Vorrath von unaufgelöstem Dotter bewahrt, so vertritt dieselbe nach v. Baer „die Stelle des Dottersackes, verdient aber diesen Namen nicht ganz, da sich hier nie ein Darmnabel bildet" (S. 294). Diese innere Dottermasse hält v. Baer offenbar für die erste Nahrung des Embryo (S. 289).

Ueber die innere Höhle der Dotterkugel lässt sich Rusconi folgendermassen aus (No. 16 S. 217). Wenn die Dotterkugel aus 16 Stücken bestehe, „so bemerkt man unter den 8 Massen der oberen Hemisphäre und in ihrer Mitte, den Anfang einer länglichen, unregelmässigen Aushöhlung." Rusconi nimmt an, dass diese Höhlung eine Folge der Trennung sei, welche innerlich zwischen der grauen Substanz, woraus die 8 oberen Massen beständen, und der untern weissgelblichen Substanz entsteht, sodass die ersteren gewissermassen eine Decke der Höhle bildeten. Ist die Oberfläche des Eies glatt geworden, so

hat die Höhle die Form eines Kreisabschnitts bekommen (No. 16 S. 218). „Ich füge noch hinzu, dass um diese Zeit, wie ich in meiner Entwickelungsgeschichte des Frosches bemerkt habe, die braune Lage des Dotters sich allmählich über die weisse Hemisphäre ausdehnt, indess eine gebogene Furche, die erste Andeutung des Afters, entsteht.“ Ferner finde man, „dass im Innern die graue Substanz, die anfangs auf die obere Hemisphäre beschränkt war, sich auf einer Seite des Dotters bis zu jener Furche oder dem After ausgedehnt hat und dass die halbmondförmige Höhle dieser Bewegung der grauen Substanz gefolgt ist, sodass sie nicht mehr im oberen Theile ist, sondern zur Seite. Ausserdem ist in der weisslichen Substanz eine weite elliptische Höhle, die von der halbmondförmigen mittelst einer dünnen Schicht, oder vielmehr eines Häutchens getrennt ist.“ „Indess verengt sich der After und wenn er fast zu einer einfachen Spalte reducirt ist, ist im Innern des Dotters die elliptische Höhle völlig verschwunden und die halbmondförmige grösser geworden und anders gestaltet“ (No. 16 S. 222. No. 6 S. 11). Der dunkle Ueberzug des Dotters sei die Haut (ebend. und No. 16 S. 224); aus der grauen Schicht über der halbmondförmigen Höhle entständen Kopf und Rücken, aus der hellen Substanz der Darm (No. 16 S. 222). Was aus der Höhle werde, ist in keiner Schrift Rusconi's angegeben; jedenfalls konnte er sie mit der Nahrungshöhle nicht in Verbindung bringen, da diese seiner Ansicht nach eine spätere Neubildung ist.

Reichert hat uns seine Auffassung über den allgemeinen Entwickelungsgang des Batrachiereies in seinem embryologischen Hauptwerke (No. 22 Taf. IV Fig. 1—7) und in seinen Beiträgen (No. 28) ganz bestimmt auseinandergesetzt. Im befruchteten Froschdotter unterscheidet Reichert zweierlei Zellen; im Innern liegen noch kernlose Mutterzellen, welche nach dem bekannten Reichert-schen Schema die junge Brut erzeugen, weiter gegen die Peripherie schon vorgerücktere Entwickelungsstufen dieses Zellenbildungsprocesses, im Keimhügel endlich, dem Ausgangspunkte der Embryonalentwickelung, häufen sich die kleinsten Zellen an, welche unmittelbar in die Zusammensetzung der Anlagen eingehen sollen (No. 22 S. 5—8). „Diese Entwickelung währt nun durch die ganze Zeit fort, so lange der Dotter noch besteht. Wo Bildungen des Embryo auftreten sollen, da werden prädisponirte, kleinere Dotterzellen dazu gebraucht, und aus der Mitte kommt neuer Ersatz“ (S. 8). Reichert verwirft für die Entwickelung der Frösche entschieden die Annahme von Keimblättern; die Anlagen der Organe und Gewebe gingen am Orte ihrer ersten Erscheinung einzeln und unmittelbar aus dem Dotter hervor. Da derselbe zu diesen Bildungen

ganz aufgebraucht wird, so kann die von Reichert für andere Wirbelthiereier aufgestellte Unterscheidung von Bildungs- und Nahrungsdotter beim Frosche nicht Platz greifen. „Jede Zelle führt das Nahrungsmaterial als Inhalt in den beschriebenen kleinen Kügelchen der Dotterzellen (Dottertäfelchen und -körner) mit sich. Auf Kosten dieses Inhalts wird das Wachsthum und die Erweiterung der einmal gegebenen Anlagen des Embryo unterhalten" (No. 22 S. 19, No. 28 S. 23. 25). Die erste Bildung des Dotters ist die Herstellung einer Umhüllungshaut, einer vergänglichen Schutzhülle, welche als pigmentirte Zellenschicht vom Keimhügel aus den ganzen übrigen Dotter überziehe; ihre Zellen „grenzen sich durch Aneinanderlagerung polyedrisch ab" und enthalten Kerne mit 2—3 Kernkörperchen (No. 22 S. 10 - 12. No. 28 S. 119. 120). Innerhalb dieser Umhüllungshaut bildet der übrige Dotter noch eine solide Masse (No. 22 S. 20), welche aber nach der Ausbildung ihrer Elemente in den scheibenförmigen Keimhügel (vgl. No. 22 S. 6) und die centrale Dottermasse zerfällt.* Von dem Keimhügel hebe sich alsdann successiv und in durchaus isolirten Anlagen ab: 1. das Centralnervensystem, 2. dicht unter seiner Axe die Chorda dorsalis, 3. zu beiden Seiten der letztern das Wirbelsystem, 4. zu beiden Seiten aller dieser Anlagen, wie ein flaches Dach sich über ihre Ränder emporschiebend das Hautsystem (No. 22 S. 12—15). Nach diesen Bildungen bleibt vom Keimhügel nur noch eine dünne Schicht nach, welche sich indess vom centralen Dotter abgehoben hat, wodurch zwischen beiden Theilen eine Lücke entstehe; diese erhält sich aber nur in der Kopfgegend als Mundhöhle, schwindet aber im ganzen Rumpfe, sodass jene Keimhügelschicht im Kopfe die Mundhöhle auskleidet, weiterhin aber in unmittelbarem Zusammenhange mit dieser Auskleidung die äussere Darmhaut bildet (No. 22 S. 20. 35). An der Innenseite der letzteren entsteht in besonderer Anlage das Cylinderepithel, von Reichert früher Schleimhautanlage genannt (No. 28 S. 122); die übrigen Organe entwickeln sich in isolirten Anlagen aus dem Reste des Dotters.

Nach Vogt ist die Herstellung der Embryonalanlagen eine sehr einfache. Die ersten Zellen, welche um den oberen Pol entstehen, bilden eine Scheibe,

* In den Figuren 2 und 3 Taf. IV gibt Reichert eine Rindenschicht der centralen Dottermasse an, welche als eine Fortsetung des Keimhügels erscheint; aber bereits in Fig. 4 ist dieselbe verschwunden und im Texte habe ich vergeblich nach einer Aufklärung dieses Thatbestandes gesucht.

welche bei ihrer Ausbreitung gegen den ungefurchten Pol einen wulstigen Rand bekommt; dieser zieht sich nach unten immer mehr zusammen und schliesst sich endlich vollständig. Dadurch ist eine Rindenschicht des Dotters gegenüber seinem Kerne entstanden, welche beiden Theile locker mit einander zusammenhängen (No. 26 S. 26. 27). Jene Rindenschicht, deren Zellen durch die Keimflecke erzeugt werden, ist die eigentliche Embryonalanlage, in welcher alle Organe nicht in vorher abgegrenzten Blättern, sondern in einer gemeinsamen Anlage sich allmählich differenziren (S. 33. 38). Der Dotterkern dagegen ist das „selbstständige vegetirende Nahrungsmittel" des Embryo, indem seine Zellen sich auflösen, und aus diesem „secundären Cytoblastem" der für die Embryonalanlage nöthige Nachschub von neuen Zellen durch freie Bildung entsteht (S. 39. 40). — Auch Vogt nennt die Dottertäfelchen einen Nahrungsinhalt der Zellen, welcher allmählich aufgezehrt würde (S. 29).

Als Embryonalanlage betrachtet Cramer gleichfalls die Rindenschicht von Embryonalzellen, welche am oberen Pole ziemlich dick, gegen den unteren an Mächtigkeit abnehme und die inneren grossen Dotterkörper einschliesse. Es sei das Princip der Entwickelung beim Frosche, „dass die Bildung von Organen und Systemen dadurch vorbereitet wird, dass die dazu dienenden Massen von grossen Dotterkörpern zu Embryonalzellen zerfallen, während der Rest als Dotterkörper fortbesteht, bis er auf dieselbe Weise nach und nach verwandt wird" (No. 34 S. 37). Die Bildung einer isolirten äussersten pigmentirten Zellenschicht (Umhüllungshaut) sowie der inneren Höhle beschreibt Cramer gerade so wie Reichert (S. 38. 41).

Remak hat die von v. Baer nur angedeutete Bildungsgeschichte der Keimblätter im befruchteten Froscheie weiter ausgeführt. Nach der Furchung sei die Furchungshöhle kugelrund oder oval und „gut ausgemauert". „Der dicke Boden besteht aus schneeweissen, gegen einander abgeplatteten und leicht aus ihrer Verbindung sich lösenden Kugeln". „Diese weissen Zellen ziehen sich über den Aequator hinaus zur gewölbten Decke hinauf, als wollten sie dieselbe mit bilden helfen. Allein sie verlieren sich alsbald und die Decke wird durch kleinere graue oder gelbbräunliche Zellen gebildet, die in regelmässigen Schichten über einander liegen oder doch zu drei bis vier Schichten verbunden sich von einander lösen." „Sie zerfallen zunächst, und zwar die äussern zuerst, in kleinere Zellen, welche bei 15facher Vergrösserung nur eben noch unterscheidbar sind, und bilden alsdann zwei kleinzellige Lagen, während die weissen Zellen unterhalb des Aequators in ihrer ursprünglichen Grösse ver-

harren. Der Erfolg wird lehren, dass jene beiden Lager in der That Keimblätter sind, und zwar dem sensoriellen und motorischen Keimblatte der übrigen Wirbelthiere entsprechen, der Boden der Furchungshöhle dagegen in seinen Schicksalen mit dem trophischen Blatte übereinkommt." Diese zwei Blätter breiten sich zunächst abwärts aus, indem die an ihre Ränder anstossenden grösseren und helleren Zellen der Dotterrinde in kleinere zerfallen und sich färben. „Die Veränderung reicht allmählich eine Strecke weit hinab bis zu dem scharfen abgerundeten Rande des nunmehr sich bildenden RUSCONI'schen Afters" (No. 40 S. 140). Dieser beginnt mit einer sichelförmigen Rinne, welche zunächst in eine seichte, blindendigende, platte Höhle führt, „die nach aussen von einem schirmähnlichen, platten, äusserlich braunen Fortsatze des Aequatorialtheiles des Eies, nach innen von der Fortsetzung der untern weissen Fläche des Eies begrenzt wird. Der platte Fortsatz ist an seinem freien, concaven Rande nicht zugeschärft, sondern eher ein wenig verdickt, und lässt unter günstigen Verhältnissen sofort drei Schichten unterscheiden, nämlich eine äussere und eine mittlere graue kleinzellige, welche sich in die beiden Zellenschichten der Decke der Furchungshöhle fortsetzen, und eine innere weissliche, grosszellige, welche ohne Unterbrechung in den grosszelligen Boden der Furchungshöhle übergeht. Am freien Rande des Fortsatzes biegen die äussere braune und innere weisse Schicht in einander um, so dass die mittlere blind endigend von ihnen umfasst wird. Es ist also auf der Grenze von Decke und Boden der Furchungshöhle ein platter Schirm hervorgewachsen, welcher, eine Fortsetzung von beiden enthaltend, an der untern Eifläche hingleitet, ohne mit ihr zu verwachsen." Diese Höhle sei der einseitige Anfang der Nahrungshöhle, welche also „durch eine Einstülpung von unten her sich bildet, wobei die untere weisse Fläche des Eies zur innern Fläche der Nahrungshöhle wird." Alsbald erweitere sie sich in doppelter Weise: „der platte Fortsatz fährt fort das untere helle Feld zu umwachsen, und das blinde Ende der Höhle dringt höher aufsteigend und sich erweiternd in das Innere des Eies vor, mit Beeinträchtigung des Umfanges der BAER'schen Furchungshöhle, von welcher die RUSCONI'sche oder Nahrungshöhle alsbald durch eine dünne, beinahe senkrecht dicht neben der Axe des Eies herabsteigende Scheidewand getrennt erscheint." Inzwischen habe sich die halbkreisförmige Rinne, der Eingang zur Nahrungshöhle, zu einer kreisförmigen ergänzt, wobei gegenüber der sich weit ausdehnenden RUSCONI-schen Höhle eine zweite seichte und platte Höhle gebildet wird. „Dieser kleinere Theil der Nahrungshöhle, den wir Afterhöhle nennen, erweitert sich nicht,

sondern verbleibt bei seinem ursprünglichen Umfange" (No. 40 S. 142). Die Furchungshöhle schwinde allmählich ganz, wobei ihre Flüssigkeit wahrscheinlich durch eine kleine Lücke in der Scheidewand in die Nahrungshöhle übergehe; darauf schliesst sich auch der RUSCONI'sche After (S. 143). REMAK meint nun, dass mit der Furchungshöhle auch der obere Pol von dem blinden Ende der Nahrungshöhle sich zurückziehe und ihm scheint „der untere weisse Pol um eben so viel sich zur Begrenzung der in der Erweiterung begriffenen RUSCONI'schen Höhle in die Höhe zu wälzen, als der obere Pol auf der andern Seite herabsteigt". Während dieser Vorgänge verändere sich der Schwerpunkt des Eies, wodurch die äussere dürre Decke der Nahrungshöhle, die Axenplatte, sich von der Seite aufwärts drehe." So gestaltet sich das bleibende Lageverhältniss zwischen Rücken und Bauch, so zwar, dass die Axenplatte, welche bisher eine seitliche Stellung hatte, nunmehr in eine beinahe horizontale Lage einzutreten und die obere Wölbung des Eies zu bilden beginnt, während die gegenüberliegende weisse Zellenmasse, einer ähnlichen Lageveränderung folgend, als schwerster Theil des Eies, den Bauchtheil desselben abzugeben fortfährt" (S. 144). „In der Rückenwand unterscheidet man mit Leichtigkeit eine Zusammensetzung aus drei Blättern. Das äussere Blatt (das sensorielle) besteht aus einer dünnen kleinzelligen braunen Aussenschicht und aus einer dicken weissen Schicht. In der letztern erkennt man einen radiären Bau, bedingt durch grosse weisse, schon bei 15facher Vergrösserung unterscheidbare cylindrische Zellen von c. $^1/_{40}$ L. Höhe, welche nach Art eines Cylinderepitheliums senkrecht auf dem mittleren Keimblatte stehen. Diese cylindrischen Zellen theilen sich alsbald in kleinere runde, aus denen die Hauptmasse der Medullarplatte hervorgeht. Das mittlere Blatt (das motorische) haftet innig an dem äusseren: seine Zellen sind so klein, dass sie bei 15facher Vergrösserung kaum unterschieden werden, überdies von grauer Farbe, wodurch sich die Grenze des mittleren und äusseren Blattes kenntlich macht." „Am leichtesten gelingt die Ablösung des inneren Blattes (des trophischen, Drüsenblattes): dasselbe besteht aus grossen, schon bei 15facher Vergrösserung unterscheidbaren kernhaltigen Zellen, welche bei Rana temporaria einen grauen Anflug, bei R. esculenta in der Regel eine schneeweisse Farbe haben". Diese drei Keimblätter liessen sich im ganzen Umfange des Eies verfolgen, welches nur aus ihnen bestehe, da die grosse innere Masse heller Zellen oder der Drüsenkeim nach seinen Schicksalen bloss ein verdickter Theil des Drüsenblattes sei, mit welchem letzteren er kontinuirlich zusammenhänge. Die Annahme eines Gegensatzes

von Keim und Dotter (d. h. Bildungs- und Nahrungsdotter) sei daher beim Batrachiereie unstatthaft (S. 145. 146).

Stricker hat zwei Abhandlungen über die Entwickelung des Eies der gemeinen Kröte veröffentlicht; die jüngere greift auf frühere Bildungsstufen zurück als die andere und erklärt zum Theil (No. 46 S. 317) die ältere Auffassungsweise Stricker's, welche in Betreff der Embryonalanlage mit der Reichert'schen durchaus übereinstimmte (No. 45 S. 472). Hier werde ich daher nur die zweite jener Arbeiten Stricker's berücksichtigen, welche wesentlich nur die Bildung der Keimblätter behandelt. — Bevor eine Spur des Rusconi-schen Afters vorhanden ist, besteht die Decke der Furchungshöhle aus einer noch durchaus ungeordneten Zellenschicht, deren kleine Elemente vier- bis sechsfach übereinander liegen, — die Hauptschicht (No. 46 S. 316). Darauf verwandeln sich die unterhalb der Furchungshöhle gelegenen, an jene Hauptschicht anstossenden peripherischen Dotterzellen bis zu einer gewissen Grenze abwärts in eben solche kleine und gefärbte Zellen wie diejenigen der Hauptschicht, welche dadurch eine Fortsetzung bis unter den Aequator erhält. Jene Zellen sollen nun der Rindenschicht Reichert's entsprechen und daher an einer Stelle unterhalb der Furchungshöhle, wo sie besonders angehäuft sind, den Keimhügel darstellen (No. 46 S. 317, vgl. auch No. 45 S. 472). Innerhalb dieser Rindenschicht und des Keimhügels liegt die grosszellige centrale Dottermasse, welche am unteren Pole frei zu Tage tritt und oben im Boden der Furchungshöhle aus relativ kleinen Elementen zusammengesetzt ist (No. 46 S. 316. 318). Die mittelgrossen Zellen dieser obersten Lage bewegen sich nun über dem Keimhügel oder an der künftigen Rückenseite des Embryo „allmählig längs der Innenfläche der Decke hinauf und legen sich daselbst innig an.“ Diese Anlagerung bleibt auf die eine genannte Seite des Eies beschränkt, hat also „einen nach oben gekehrten convexen Rand, dessen Enden zum Boden der Furchungshöhle zurückkehren“ (No. 46 S. 317). Dieser Rand „strebt immer höher hinauf, überschreitet den Pol, steigt auf der anderen Deckenhälfte nach abwärts und erreicht endlich nahe am unteren Rande der letzteren die auch hier zu geringer Höhe herangestrebten oberflächlichen Zellen des Bodens“ (No. 46 S. 319). Diese ganze Bewegung beruhe nicht auf einem Vorrücken der ganzen Schicht; die einmal an die Decke angelagerten Zellen verlassen den eingenommenen Platz nicht mehr (S. 320), der Nachschub gelange aber längs des Randes vom Boden der Höhle zu ihrer Decke hinauf (S. 322). Wenn diese Anlagerung eben begonnen hat, entsteht an derselben Seite des Eies die Rus-

coni'sche Furche und ihre spaltenförmige Fortsetzung; sie beruhe nicht auf einer Einstülpung, sondern auf einer Kontinuitätstrennung zwischen dem Keimhügel und der centralen Dottermasse. Am Boden der Furchungshöhle angekommen setze sie sich in die beschriebene Anlagerung fort und spalte dieselbe successiv in zwei Blätter (S. 318). Unterdess wird der Rusconi'sche After kreisförmig und umschliesst den Dotterpfropf, welcher zuletzt von der centralen Dottermasse abreisst (S. 319—320) und während der Verwachsung des ersteren „durch den ausgeübten Druck zum Schwinden gebracht wird“ (S. 321). — Aus dem Keimhügel scheidet sich „eine äusserste einzellige, dann zwei breite mehrzellige und dann abermals eine innerste einzellige Lage ab“ — Umhüllungshaut, Anlage des Centralnervensystems, Wirbelanlage, Drüsenblatt; die Hauptschicht erscheint als Fortsetzung der beiden ersteren, das ihr anliegende zwei Zellen dicke Blatt der Anlagerung, welche von der centralen Dottermasse abstammt, zerfällt entsprechend dem tieferen Theile des Keimhügels in Wirbelanlage und Drüsenblatt (S. 321—323). Ausserhalb des Rückens erstrecken sich die zwei ersten Blätter in der Dicke von je einer Zelle über das ganze Ei, die Umhüllungshaut geht am Rusconi'schen After in das Drüsenblatt über; die dritte Schicht, welche ebendaselbst am stärksten einen nach innen vorragenden Wall um die Oeffnung erzeugt, und am Kopfe sich wieder verdünnt, geht ausserhalb des Bereichs der Visceralhöhle in die centrale Dottermasse über (S. 323. 324). Ueber den Zusammenhang der letzteren mit dem Drüsenblatte wird nichts angegeben.

Beim Pelobates fuscus soll nach v. Bambecke (No. 63 S. 24—30) die Bildung der primitiven Visceralhöhle (Nahrungshöhle) und der Keimblätter folgendermassen vor sich gehen.* Die erste Anlage der Blätter findet sich in der Decke der v. Baer'schen Höhle (Furchungshöhle); zu äusserst liegt in einfacher Lage die Umhüllungshaut, darunter die sensorielle Schicht, beide aus kleinen, gefärbten Zellen zusammengesetzt; zuletzt folgt als innere Auskleidung

* In der chronologischen Reihenfolge folgt auf den Stricker'schen Aufsatz und geht der v. Bambecke'schen Arbeit unmittelbar voraus mein Aufsatz (No. 64). Da er meines Wissens keine neuen Ansichten, falsche oder richtige, bereits begründet hat, ich daher meiner Pflicht, erkannte Irrthümer zurecht zu stellen, durch die neue Darstellung genügend nachzukommen glaube, so halte ich es nicht für nöthig, in den historischen Uebersichten jenen Aufsatz besonders hervorzuheben. Wenn die eine oder andere Ausführung desselben missverstanden wurde, so hängt dies wahrscheinlich mit dem gar zu knappen Ausdrucke zusammen, sodass ich auch auf eine Widerlegung gewisser Unterstellungen verzichte und statt dessen die vorliegende Arbeit der Kritik überlasse.

der Decke eine Schicht grosser, heller Dotterzellen, ähnlich denen, welche den Boden der Höhle zusammensetzen (No. 63 S. 24. 27. 29). Die Elemente der zwei braunen Schichten vermehren sich noch fortlaufend durch Theilung, breiten sich dabei nach unten aus, und indem die Umhüllungshaut am schnellsten wächst, rollt sie sich in der Nähe des unteren Poles nach innen um: so entstehe der Rusconi'sche After, und durch vorwiegendes Wachsthum dieser umgerollten Zellenschicht an einer Seite des Eies die primitive Visceralhöhle. Im Niveau der Furchungshöhle erreicht diese Fortsetzung der Umhüllungshaut die Auskleidung des Gewölbes und verschmilzt alsdann mit derselben zur dritten Keimschicht (S. 25. 27), oder dem motorisch germinativen Keimblatte (S. 29). Das vierte Keimblatt endlich entsteht dadurch, dass eine oder zwei Zellenlagen von der centralen Dottermasse sich an das dritte Keimblatt anlegen (S. 26. 28); beide, das vierte Keimblatt und jene Dottermasse oder der Drüsenkeim entsprechen zusammen einem Drüsenblatte (S. 30). Die Bedeutung der primitiven Visceralhöhle anlangend, schliesst sich v. Bambecke durchaus an Remak an (S. 55 u. flg.).

Der Aufsatz von Dönitz enthält eine getreue Wiederholung der Reichert-schen Behauptungen über die ersten Embryonalanlagen, ohne dass die Bildung der letzteren genauer verfolgt wäre. Zunächst werden die ersten Entwickelungsstufen der Keimhöhle für Kunstprodukte (Nr. 67 S. 606—607), die späteren für eine „peripherische Excretionshöhle" erklärt (S. 608). Die Entstehung der Umhüllungshaut, des Haut- und Wirbelsystems und des Darmepithels wird auf ebenso viele isolirte Differenzirungsprocesse zurückgeführt (S. 610—612, 618), wobei weder eigentliche Keimblätter (S. 620) noch Bewegungen der Theile vorkämen (S. 611); daher sei auch die Rusconi'sche Spalte ein Kunstprodukt (S. 611—612) und die Darmhöhle entstände „mitten im weissen Dotter" ohne Kommunikation nach aussen (S. 613).

Golubew beschreibt nur die erste Entstehung der Rusconi'schen Höhle (Nahrungshöhle), ohne auf die Sonderung der Keimblätter näher einzugehen. — Zur Erklärung der Sonderungen und Bewegungen der einzelnen Theile legt er den grössten Nachdruck auf die verschiedene Energie der Dottertheilung in der obern und untern Halbkugel und ebenso an der Peripherie und gegen das Centrum hin. „In der obern Hemisphäre des Eies hat dieser Umstand eine wichtige Folge, die oberflächlichen Elemente theilen sich hier besonders rasch, nehmen eine immer grössere Oberfläche in Anspruch und heben sich darum von den darunter liegenden ab. Auf diese Weise entsteht eine Höhle — die

v. Baer'sche Höhle." „Mit der Zeit theilen sich die Elemente der Decke jener Höhle immer weiter, die Decke wächst und hebt sich von dem Boden immer mehr ab. Der Theilungsvorgang setzt sich endlich auf die seitlich schon unterhalb des Bodens liegende Dottermasse fort" (Nr. 68 S. 98. 99). Diese fortschreitende Theilung erfolgt zunächst auf einer Seite des Eies (der Rückenseite) und dabei ergibt sich eine Grenze zwischen den sich verkleinernden peripherischen und den unveränderten hellen Zellen des Centrums; diese natürlich gleichfalls fortschreitende Grenze wird an Mediandurchschnitten durch Linien angedeutet, welche von der Stelle, wo Decke und Boden der Furchungshöhle zusammenstossen, zu stets tieferen Punkten der Peripherie gezogen gedacht werden. Dieses Vorrücken der Dottertheilung gegen den untern Pol täusche eine Zeit lang die Rusconi'sche Spalte als Anfang der Rusconi'schen Höhle und als Eingang in dieselbe vor (S. 97. 99). An dieser Grenze will nun Golubew bemerkt haben, dass die in der Theilung begriffenen Zellen in der Richtung jener Grenze oder scheinbaren Spalte, also gegen den Umfang des Bodens der Furchungshöhle sich ausnehmend strecken (S. 99); dadurch würden daselbst die Zellen vom Boden in die Höhe gehoben und an die Decke angelagert (S. 100).* Dort aber kommen sie, die bisher an der fortschreitenden Theilung nicht theilgenommen, unter günstigere Bedingungen: die tiefergelegenen strecken sich behufs der Theilung und schieben dadurch die höhergelegenen weiter vor.** Was an der Rückenseite begann, setzt sich alsbald auch auf die gegenüberliegende Bauchseite fort, und durch die massige Anlagerung der Zellen vom Boden an die Decke der Furchungshöhle werde die letztere zum Schwinden gebracht, ohne dass sie von ihrem ursprünglichen Platze verdrängt werde (S. 96. 97. 111). Während der besprochenen Anlagerung wird die frühere Decke der Furchungshöhle dünner, „besonders auffallend von der Zeit an, wo die grossen Elemente schon von allen Seiten an die Decke angelagert erscheinen".*** „Mit diesem Dünnerwerden der früheren

---

* Wie damit die Bemerkung Golubew's, „dass diese Anlagerung der Bildung der Rusconi'schen Furche ein wenig vorausgeht" (S. 96), zusammenstimmen soll, kann ich nicht verstehen.

** S. 101 sagt Golubew: „Wir sehen, dass auch in dem Pfropfe die Elemente sich verlängern, um später sich zu theilen."

*** Golubew verweist dabei auf seine Abbildungen; dieselben widersprechen aber seinen Worten in der auffallendsten Weise. Denn es ist die genannte Decke der Höhle vor der Anlagerung (Fg. 1) zwei- bis dreimal dünner dargestellt, als nach vollendeter Anlagerung (Fg. 2), und die betreffenden Zellen sind zugleich 4—10 mal grösser geworden!

Decke geht aber auch ein sehr ausgedehnter Theilungsprocess in den äusseren Schichten der angelagerten Zellen einher und mit diesen Theilungen halten die tieferliegenden Elemente wieder nicht Schritt und die oberflächlichen Elemente (an den neben dem Aequator liegenden Partien der Rückenseite des Eies in der Regel zwei Schichten) fangen an sich von den tiefer liegenden, relativ unverändert bleibenden Elementen abzuheben. Es entsteht eine Menge von Rissen, die sich zu einer länglichen Spalte vereinigen. Und diese ist der Anfang der RUSCONI'schen Höhle" (S. 100). Der Dotterpfropf wird weder überdeckt, noch atrophirt er, sondern er schwindet durch fortschreitende Theilung seiner Elemente, welche den umgebenden braunen Zellen endlich gleich werden. Dieser Process ergreift zuerst die tiefere Schicht des Pfropfes, sodass von ihm nur ein weisses Plättchen übrig bleibt, welches aber zuletzt auch verschwindet (S. 101).

Ich habe während der Untersuchung des Dottertheilungsprocesses die Keimhöhle ganz unberücksichtigt gelassen und muss ihre allerdings einfache Bildungsgeschichte jetzt nachholen. Es heisst im allgemeinen, dass sie am Kreuzungspunkte der drei ersten Spalten entstehe, über die nähern Vorgänge dabei ist bisher nichts bekannt geworden. Ich glaube nun, dass zum Verständniss dieser Bildung die von mir bereits mitgetheilte Thatsache wesentlich beitragen kann, dass die sogenannten Aequatorialtheilungen für alle einzelnen Dotterstücke sich in ebenso vielen verschiedenen Ebenen vollziehen, welche radiär nach innen gerichtet, gegen einen gemeinsamen aber mit Bezug auf die Dotterkugel excentrischen Kreuzungspunkt auslaufen (*Taf. II Fig. 26*). Dann stossen die Spitzen aller 16—32 Kugelausschnitte zusammen und indem sie sich durch die Zusammenziehungen der einzelnen Dotterstücke abstumpfen, entsteht nach oben ein flaches, aus einer einfachen Lage von Dotterstücken zusammengesetztes Gewölbe, darunter aber eine flache Höhle, deren Boden durch die abgestumpften Spitzen der untern, grossen und hellen Dotterstücke gebildet wird (*Taf. II Fig. 27*). Während der darauf folgenden Dottertheilungen verkleinern sich die im Gewölbe oder der Decke der Keimhöhle befindlichen Dotterstücke am schnellsten, diejenigen, welche den dicken Boden der Höhle zusammensetzen, am trägsten, während dort, wo Decke und Boden

zusammentreffen, Uebergangsformen von dem einen Extreme zum andern sich finden; dabei glätten sich die anfangs unebenen Wände der Höhle (*Taf. II Fig. 28*). Da nun die kleineren Dotterstücke in nächster Folge die morphologischen Grundlagen des Embryo, die Keimblätter bilden, die gröberen dagegen daran nicht theilnehmen, sondern auch im Embryo und in der Larve bis zu ihrem Verbrauche zu andern Zwecken indifferent bleiben, so nenne ich bloss die aus den ersteren hervorgehenden Formelemente Embryonalzellen, die andern aber Dotterzellen. Es ist nun charakteristisch für die Entwickelungsgeschichte der Batrachier und wird bei dem Vergleiche derselben mit der Bildungsweise anderer Wirbelthierembryonen die volle Berücksichtigung finden, dass jene beiden Zellengruppen zu keiner Zeit sich vollständig von einander trennen, dass an gewissen Stellen eine bestimmte Grenze zwischen ihnen bis zum Schwinden der Dotterzellen nicht zu finden ist. Bis auf diese weiter unten näher zu bezeichnenden Stellen entwickelt sich aber eine Scheidung jener Zellengruppen noch während der Entwickelung der Embryonalanlagen. Zur Zeit der vorgeschrittenen Dottertheilung bilden die Embryonalzellen eine halbkugelige Schale, die primäre Keimschicht, welche so über die kompakte Masse der Dotterzellen* gestülpt und mit ihrem Rande derselben angefügt erscheint, dass sie den grösseren Theil der Kugeloberfläche, jene Masse nur den kleineren unteren Theil derselben herstellt (*Taf. II. Fig. 28. 29*). In der Decke der Keimhöhle sind die Embryonalzellen einander ziemlich gleich, in ihrer ganzen Dottermasse mehr oder weniger pigmentirt und in 2—3 Lagen angeordnet. Im Niveau des Bodens der Keimhöhle schliessen sich an sie die etwas grösseren und helleren Uebergangsformen an, welche als eine besondere Randzone der primären Keimschicht aufgefasst werden können, da diese Zone von der Keimhöhle nach unten und aussen sich zuschärfend den ziemlich breiten Zusammenhang mit der Dotterzellenmasse vermittelt und eine eigenthümliche Entwickelung erfährt. Sobald die Dottertheilung soweit fortgeschritten ist, dass die Zellen in der Decke der Keimhöhle etwa 30μ Durchmesser haben und bereits in mehren Lagen über einander angehäuft sind, verändert sich die primäre Keimschicht in ihrem früheren gleichartigen Aussehen. Die oberflächliche Lage der Embryonalzellen, in der das Pigment am reichsten abge-

---

* Ich kann den Ausdruck „Dotterkern" für die Gesammtheit der Dotterzellen, den ich früher (Nr. 64) gleich meinen Vorgängern gebrauchte, jetzt nicht mehr beibehalten, weil ich diese Bezeichnung schon einem anderen Gebilde verliehen habe, wo sie mir die passendste zu sein schien.

lagert ist, behält zu jeder Zeit ein festes Gefüge, welches den betreffenden Elementen endlich eine vieleckige Gestalt verleiht, während der Zusammenhang der tieferen Zellenlagen sich augenscheinlich lockert (*Taf. II Fig. 29*). Diese beiden Theile der primären Keimschicht will ich ganz allgemein als deren Deck- und Grundschicht unterscheiden. Das Centrum der letzteren wird nun allmählich dünner, während ihre Randzone an Mächtigkeit zunimmt und diese Zunahme in einer nach innen gegen die Dotterzellenmasse vortretenden Anschwellung offenbart. Diese ungleiche Entwickelung der Keimschicht schreitet stetig fort und begründet die Anschauung, dass ein Theil jener tiefer gelegenen locker zusammenhängenden Zellen der Keimschicht aus der Mitte gegen den Rand vorrückt und dadurch die Anschwellung bildet. Diese Bewegung und Ansammlung der Embryonalzellen wird dadurch noch deutlicher, dass die der Anschwellung zunächst liegenden Theile der Dotterzellenmasse im Boden der Keimhöhle in die Höhe gehoben werden, was natürlich nur auf eine ringförmige Zusammenschnürung bezogen werden kann. Die Randzone der Keimschicht lässt sich freilich gegen die Dotterzellenmasse nicht scharf abgrenzen; wenn man aber im Auge behält, dass alle Uebergangsformen sehr bald ganz unzweifelhaft den übrigen Embryonalzellen sich anpassen und anschliessen, so kann man darauf hin eine genügend sichere und deutliche Grenzscheide zwischen beiden Zellengruppen herstellen. So erkennt man denn, dass die anfangs breite und sowohl nach oben wie nach unten allmählich abfallende Anschwellung der Keimschicht zugleich mit der fortschreitenden Umwandlung der Uebergangsformen sich nach unten zusammenschiebt. Wenn das Maximum der Anschwellung am Boden der Keimhöhle oder dicht unter demselben sich befindet, gehen die peripherischen dunkelgefärbten Embryonalzellen noch durch ganz allmähliche Abänderung in die weissen Dotterzellen der unteren Polgegend über; wenn aber die Anpassung der Uebergangsformen an die übrigen Embryonalzellen fortgeschritten und dadurch die Abgrenzung gegen die Dotterzellenmasse bestimmter geworden ist, so liegt jenes Maximum auch schon im Bereiche des äussersten Saumes der Keimschicht, sodass die Anschwellung einen Randwulst bildet, welcher aufwärts allmählich abnimmt, unten aber gegen die Eioberfläche ziemlich jäh abfällt. Diese ganze Entwickelung des Randwulstes geht aber nicht gleichmässig im Umkreise des Eies vor sich, sondern von einem gewissen Zeitpunkte an eilt die eine Seite der andern voraus. Dies lässt sich auch am unberührten Eie erkennen, indem die Uebergangsformen bei ihrer Anpassung an die übrigen Embryonalzellen sich entsprechend färben, also die

Ausbildung des Pigments von der oberen Hemisphäre des Eies zur unteren gleichfalls asymmetrisch erfolgt, der Uebergang der Färbung auf der einen Seite breiter, auf der andern jäher erscheint. Dadurch wird es eben möglich, senkrechte Durchschnitte auszuführen, welche zugleich die träger und die weiter vorgeschrittene Seite des Eies treffen und daher zwei Stadien des ganzen Entwickelungsverlaufes in einem Bilde übersehen lassen.

Die fortschreitende Umwandlung noch unentschiedener Elemente in kleine, mehr oder weniger gefärbte Embryonalzellen findet aber eine bestimmte Grenze, sowie der Randwulst an einer Seite des Eies sich gebildet hat. Dort, nämlich ohngefähr an der Grenze des mittlern und untern Drittheils der Eihöhe, erscheint zwischen den äussersten Uebergangsformen des Randwulstes und den weissen Dotterzellen eine anfangs flache Furche, welche sich aber alsbald zusammenzieht und in eine wirkliche, wenn auch noch oberflächliche Kontinuitätstrennung zwischen Dotterzellenmasse und Randwulst übergeht. Es erklärt sich aus den angeführten Asymmetrien der Entwickelung, dass jene Furche, welche ich nach ihrem Entdecker die Rusconi'sche nenne, einseitig also halbkreisförmig beginnt und sich erst nachträglich zu einer kreisförmigen vollendet; und da das dunkle Pigment ein ausschliessliches Attribut der Keimschicht bleibt, so hört es auch an der Rusconi'schen Furche mit ganz scharfer Grenze auf (*Taf. II Fig. 29. 30*). Sobald sich dieselbe spaltförmig vertieft hat, dringt auch das Pigment in dünner Lage in sie hinein und lässt dadurch die Trennung beider Spaltwände deutlich hervortreten. Die Spalte dringt nun immer weiter ins Innere vor, indem sie an der Innenfläche des Randwulstes hingleitet und denselben vom Dotterkerne trennt; aber nur an jener Seite des Eies, wo die Spalte zuerst erschien, oder an der Rückenseite des künftigen Embryo setzt sie sich über den Bereich des Randwulstes hinaus fort, um auch weiter hinauf Embryonal- und Dotterzellen zu trennen (*Taf. II Fig. 31*). In ihrem übrigen Umfange macht sie eigentlich nur den lippenförmigen Saum der Keimschicht frei, welcher bei der darauf erfolgenden Ausdehnung der letzteren beständig gegen den untern Pol vorrückt. So muss denn der von ihm umschriebene Kreis, die Rusconi'sche Oeffnung*,

* Remak sagt S. 142 seines Hauptwerkes (Nr. 40): „Der weisse runde Fleck an der untern Fläche des Eies verdient nunmehr insofern den Namen eines Afters, als er den vorläufigen Eingang in das hintere Ende der Nahrungshöhle verschliesst. Offenbar will Remak in diesem höchst verwirrten Satze ausdrücken, dass die Bezeichnung des hintern Eingangs in die Nahrungshöhle als After gerechtfertigt sei; wenn aber auch der erste Ein-

sich zusammenziehen, also der in ihr eingeschlossene Theil der Dotterzellenmasse, der Dotterpfropf*, immer mehr zusammengeschnürt, d. h. seine Masse ins Innere zurückgedrängt werden. Dieses Vorrücken des Randwulstes ist nun freilich eine Wirkung der eben besprochenen centrifugalen Wanderung der Embryonalzellen; aber diese beiden Bewegungen fallen, wie ich gleich näher erläutern will, nicht ohne weiteres zusammen.

Die Embryonalzellen sammeln sich offenbar desshalb in der Randzone der primären Keimschicht an, weil ihr Vorrücken in centrifugaler Richtung dort durch den Widerstand der Dotterzellenmasse eine Verzögerung erfährt. Die wachsende Verdickung überwindet diesen Widerstand allmählich und zwar natürlich in der Richtung seiner geringsten Stärke, wohin die gedrängte Dotterzellenmasse am leichtesten ausweichen kann. Dass dies gegen die Keimhöhle erfolgen muss, springt sogleich in die Augen. Daher erscheint auch ihr Boden eingeschnürt und zu einem mehr oder weniger deutlichen ringförmigen Walle erhoben, dessen äusserer Abhang die Keimschicht beinahe berührt; nach unten nimmt indess die übrige Dotterzellenmasse an Breite wieder zu. Die beständige Zunahme der Anhäufung in der Randzone ermöglicht aber, nachdem sie den Widerstand der Dotterzellenmasse wenigstens theilweise überwunden, auch ein Vorrücken der centrifugal bewegten Zellen, welche dadurch die ganze Anschwellung gegen den äussersten, ursprünglich zugeschärften Saum der Keimschicht verschieben und ihn zum Randwulste umbilden. Der Druck, welchen die Anschwellung der Randzone auf die Dotterzellenmasse ausübt, wird sich aber nicht nur mit ihrem Wachsthum steigern, sondern zugleich mit ihr sich abwärts verschieben, also successiv immer tiefer gelegene Theile der Dotterzellenmasse aufwärts drängen. Die Dotterzellen bewegen sich also, wenn auch langsam, gerade umgekehrt, wie die rascher abwärts wandernden Embryonalzellen. Wenn aber zwei Schichten, welche ohne bestimmte Grenze zusammenhängen, in entgegengesetzter Richtung an einander hingleiten, oder wenn nur eine von ihnen sich bewegt, so erfolgt die vermisste Sonderung; und im vor-

---

druck zu Gunsten dieser Ansicht spricht, so gestatten es doch die Rücksichten auf die entsprechenden Verhältnisse in andern Wirbelthiereiern nicht, jene bisher gebräuchliche Benennung auch weiterhin beizubehalten.

* Es wird häufig vom „Ecker'schen Dotterpfropfe" gesprochen, als wenn Ecker das Verhältniss jenes hellen Dottertheils zu seiner Umgebung zuerst entdeckt oder wenigstens jene passende Bezeichnung zuerst gebraucht hätte. Wenn man die zu Anfang dieses Abschnitts citirte Beschreibung v. Baer's berücksichtigt, so wird man unzweifelhaft diesem Forscher die Priorität des glücklichen Vergleichs nicht bestreiten.

liegenden Falle sieht man sie denn auch von der Spalte zwischen dem Walle und der Keimschicht aus in die Tiefe vordringen (*Taf. II Fig. 30—33*). Je weiter die primäre Keimschicht sich ausdehnt, desto weiter sondert sie sich zugleich nach innen ab. Es ist aber leicht zu verstehen, dass, wenn der beständig gesteigerte Druck der im Randwulste sich anhäufenden Zellen nur zum geringeren Theile in einem weiteren Auswachsen der Keimschicht, grösstentheils vielmehr in der gegen die Keimhöhle aufwärts gerichteten Bewegung der ihm unterworfenen Zellen zum Ausdrucke kommt, endlich auch der gestaute Strom der Embryonalzellen selbst einen leichteren Abfluss sucht und ihn in derselben Richtung findet, wohin schon die von ihm gedrängten Dotterzellen auswichen. Im Anschlusse an diese letzteren bewegen sich also die im Randwulste am weitesten vorgerückten Embryonalzellen an der Innenseite der primären Keimschicht aufwärts und bilden die sekundäre Keimschicht. Ich habe absichtlich den Ausdruck vermieden: der Rand der primären Keimschicht rolle sich nach innen um, weil man dies nicht bloss bildlich, sondern auch wörtlich auffassen könnte, was aber der Wirklichkeit nicht entspräche. Denn weder vollführt der ganze Randwulst eine solche Bewegung, noch auch rücken die durch ihr Pigment hinreichend kenntlichen Zellen der äussersten Keimschichtenlage in das Innere vor; sondern die Rückwärtsbewegung geht ganz offenbar von dem an der Innenseite des Wulstes angesammelten Ueberflusse von Zellen aus, wofür namentlich die darauffolgende Verschmächtigung des Wulstes zeugt. Und ferner lehrt ein Blick auf die betreffenden Abbildungen, dass die Sonderung der primären Keimschicht gegen das Innere des Eies und die Anlage der sekundären Schicht nicht zwei auf einander folgende Vorgänge sind, sondern dass die eine vom obern Pole ausgehende centrifugale Ausbreitung der Embryonalzellen in den äusseren Lagen der ursprünglichen Randzone eine Fortsetzung der primären Keimschicht erzeuge, aber zugleich die inneren Lagen der angehäuften Embryonalzellen als sekundäre Keimschicht in die Höhe dränge. Beide Schichten sind alsbald bis in den äussersten Randwulst hinein geschieden, wo sie in einander umbiegen. Dieser ganze Vorgang wird zuerst dort deutlich, wo die Rusconi'sche Furche ihren Ursprung nimmt, also an der Rückenseite, und setzt sich von hier aus mit verminderter Energie um das ganze Ei fort. Da nun die sekundäre Keimschicht aus den gleichen Ursachen, welche die Sonderung der primären Keimschicht bewirkten, sich von der Dotterzellenmasse absondern muss und der Beginn ihrer Entwickelung mit der Entstehung der Rusconi'schen Furche zusammenfällt, so erhellt, dass die letztere mit ihrer

spaltförmigen Fortsetzung eben nur ein Ausdruck jener Sonderung ist. Und zwar stimmt es mit der schon erwähnten Ungleichmässigkeit der bisher besprochenen Entwickelungsvorgänge vollständig überein, dass die ausgeprägtere Form der Sonderung, die wirkliche Trennung, Spaltung, nur dort auftritt, wo ihre Ursachen, die Zufuhr der centrifugal bewegten Zellen und in Folge dessen die Ausbildung des Randwulstes am stärksten wirkten, eben an der Rückenseite, während an der Bauchseite eine Kontinuitätstrennung zwischen der Dotterzellenmasse und der sekundären Keimschicht überhaupt nicht eintritt und auch eine scharfe Sonderungsgrenze nur sehr allmählich sich entwickelt (*Taf. II Fig. 30—33*). Kurz — es lassen sich alle bisher betrachteten Erscheinungen auf eine gemeinsame Grundursache zurückführen, auf die centrifugale, aber nach einer Seite überwiegende Verschiebung der Embryonalzellen der primären Keimschicht.

Bei einer solchen Auffassung erscheint auch die weitere Entwickelung der sekundären Keimschicht als eine natürliche Folge der geschilderten allgemeinen Bewegungen. Sie hat gleich nach ihrer ersten Anlage die Form eines breiten Gürtels, dessen oberer und unterer Rand das Bestreben haben, in einer Kugelfläche zu verwachsen. So lange der Randwulst gewissermassen noch über die Masse der Dotterzellen hingleiten kann, breitet sich die sekundäre Keimschicht mit der primären verhältnissmässig schnell nach unten aus und scheint nur wenig in die Höhe zu wachsen. Doch zeugt ein kleiner Wulst von Dotterzellen, welcher an der Rückenseite des Eies vom äussersten Umfange des Bodens der Keimhöhle an ihrer Decke oder der primären Keimschicht etwas hinaufsteigt, dass der obere Rand der sekundären Schicht dort etwas hinaufzurücken begonnen und jene Dotterzellen vor sich her geschoben hat (*Taf. II Fig. 30*). Sobald nun der Randwulst sich soweit nach unten zusammengezogen hat, dass er einen vollständigen Dotterpfropf umschliesst, wird er durch den Widerstand des letzteren, der nur sehr langsam sich ins Innere zurückdrängen lässt, in seinem Vorrücken merklich aufgehalten. In Folge dessen muss dann aber auch das Wachsthum der sekundären Keimschicht, deren unterer Rand fortan ganz allmählich mit der ganzen Rusconi'schen Oeffnung verwächst, sich vorherrschend am oberen Rande äussern und dadurch die früheren Lagerungsverhältnisse verändern. Diese Ausbreitung der sekundären Keimschicht gegen den oberen Pol hin wird aber gemäss der schon erörterten Ungleichmässigkeit ihrer Ursachen an der Rückenseite des Eies am schnellsten, an dessen Bauchseite in viel geringerem Grade erfolgen; desshalb erhebt sie auch zuerst mit ihrem dorsalen

Abschnitte einen Wulst von Dotterzellen über das Niveau des Keimhöhlenbodens. Da nun die Entstehung der gleichfalls dorsal gelegenen Rusconi'schen Spalte als der inneren Grenze der sekundären Keimschicht ebenso wenig wie deren Sonderung überhaupt als ein selbstständiger Vorgang, sondern nur als eine unmittelbare Folge, eine Begleiterscheinung der Bewegung der Embryonalzellen zu betrachten ist, so geht auch ihre weitere Ausbildung zur embryonalen Darmhöhle mit der Entwickelung der sekundären Keimschicht Hand in Hand. Bis zu der zuletzt beschriebenen Entwickelungsstufe erstreckt sich die Rusconi'sche Spalte so weit nach oben, dass die sekundäre Keimschicht von der Dotterzellenmasse vollständig getrennt wird und nur mittelbar durch jenen Wulst, in den sie kontinuirlich übergeht, mit ihr zusammenhängt. Jener Wulst wird nun in der einmal eingeschlagenen Richtung längs der Decke der Keimhöhle oder der primären Keimschicht von der sekundären Keimschicht fortgeschoben; dabei trennt er sich aber nicht etwa von der übrigen Dotterzellenmasse, sondern bleibt mit derselben durch eine membranartige 1—2fache Lage von Dotterzellen in Zusammenhang, welche zwischen dem Wulste und seiner Ursprungsstelle am Boden der Keimhöhle sich ausspannt und die sich allmählich ausdehnende Rusconi'sche Spalte von der Keimhöhle trennt (*Taf. II Fig. 31—33*). Der an der Decke hingleitende Wulst zieht diese Membran nach sich, bedeckt damit allmählich den ursprünglichen Boden der Keimhöhle und bringt so auch diese zum Schwunde. In dem Masse aber, als diese vorher einzige Höhle des Eies abnimmt, entwickelt sich auf der anderen Seite der Membran eine neue, indem die Spalte sich von ihrem blinden Ende an aufbläht; bis endlich, wenn der sich bewegende Theil des früheren Keimhöhlenbodens mit dem relativ ruhenden der gegenüberliegenden Seite zusammenfloss, wieder nur eine Höhle im Eie existirt, eben die Darmhöhle. Dieser ganze Process geht, wie gesagt, von der Rückenseite des Eies aus, während an der Bauchseite bis zum vollen Schwunde der Keimhöhle höchstens eine wulstförmige Erhebung des Randes vom Keimhöhlenboden, also nur eine schwache Ausbreitung der sekundären Keimschicht erkennbar ist. An beiden Seiten fällt jene Scheidewand beider Höhlen in schräger Linie zum Niveau des Keimhöhlenbodens ab, sodass also auch der Dotterzellenwulst an ihrem Rande ebenso niedersteigt, um in jene unbedeutende centrale Erhebung des Keimhöhlenbodens auszulaufen. Während des Wachsthums der sekundären Keimschicht ist also die Dotterzellenmasse mit einer gewissen Zone, eben jenem ringförmigen Wulste, dem ebenfalls kreisförmigen Rande der sekundären Keimschicht

angefügt, in dessen Oeffnung gleichsam eingeschaltet. Da aber die stetige Zusammenziehung des letzteren jenen Wulst nur vor sich her in immer engere Kreise zusammenschiebt, so ist es, wenn man die von mir angeführte mechanische Erklärung der ersten Sonderungen im Eie annimmt, natürlich, dass der ursprüngliche Mangel einer deutlichen Grenze zwischen beiden kontinuirlich zusammenhängenden Theilen zunächst bestehen bleibt: es fehlt, um es so zu sagen, die Reibung zwischen ihnen. Doch treten die Bedingungen ihrer vollständigen Sonderung nach dem gänzlichen Schwunde der Keimhöhle ein. Alsdann ist nämlich der ringförmige Dotterzellenwulst wieder zu einer kompakten Masse verschmolzen, welche, ähnlich wie der Dotterpfropf in der Rusconi'schen Oeffnung, in die kreisförmige Oeffnung des Randes der sekundären Keimschicht eingezwängt durch dessen weitere Zusammenziehung nicht mehr sich einfach vorwärts schieben lässt. Die fortdauernde Wachsthumsbewegung jenes Randes wird ihn daher natürlich an der entgegenstehenden Dotterzellenmasse vorübergleiten, zwischen dieser und der primären Keimschicht vordringen lassen, wodurch eben die Sonderung und zugleich die kugelförmige Verwachsung der sekundären Keimschicht herbeigeführt wird (*Taf. II Fig. 34*). Wäre nun dieser Vorgang so einfach und so vollständig, wie ich ihn eben im allgemeinen geschildert, so müsste dadurch die sekundäre Keimschicht gerade so wie die primäre in eine vollständig kontinuirliche Hohlkugel verwandelt und die ganze Dotterzellenmasse von derselben vollkommen getrennt werden; beide Keimschichten bildeten dann als die ausschliessliche Grundlage aller morphologischen Anlagen des Embryo den eigentlichen Keim in Form einer doppelwandigen Blase (Keimblase), in welcher die Dotterzellenmasse als besonderer Eitheil eingeschlossen wäre. Im Grunde genommen lässt sich diese Auffassung auch ganz wohl aufrecht halten, trotzdem dass eine scheinbar nicht unbedeutende Abweichung das einfache Bild beeinträchtigt. Soweit nämlich die sekundäre Keimschicht ventralwärts der Dotterzellenmasse, obgleich von ihr gesondert, unmittelbar anliegt, löst sich auch ihr ganzer Rand von derselben ab (*Taf. II Fig. 33. 34*); dorsalwärts ist sie aber von ihr durch die embryonale Darmhöhle getrennt, und im Bereiche der letzteren sondert sich nun in dem Masse, als ihre Entwickelung vorrückt, die sie auskleidende Zellenlage der sekundären Keimschicht in einem festen Gefüge von deren übrigen mehr locker zusammenhängenden Embryonalzellen ab, um mit der Dotterzellenmasse theils in der früheren Verbindung zu bleiben, theils in eine neue einzutreten (*Taf. III Fig. 55*). Ersteres geschieht eben am dorsalen Abschnitte des sich zusam-

menziehenden Randes der Keimschicht, sodass also die bezeichnete Zellenlage oder das Darmblatt sich dort von der Dotterzellenmasse nicht ablöst, sondern mit ihr in kontinuirlichem Zusammenhange bleibt (*Taf. II Fig. 30 — 34*); das Zweite sehen wir längs der beiden Seiten der Darmhöhle sich vollziehen, wo die sekundäre Keimschicht als die unmittelbare Decke dieser Höhle mit deren Boden oder der Dotterzellenmasse in Berührung tritt, und wo die Ränder des nur bis dorthin abgesonderten Darmblattes mit jener Masse zu einem vollkommen kontinuirlichen Zusammenhange verschmelzen (*Taf. III Fig. 55 — 57*). Zur Erklärung dieser merkwürdigen Erscheinung liesse sich vielleicht anführen, dass, da die Bildung des Darmblattes offenbar mit der Entwickelung der freien Oberfläche der Keimschicht zusammenhängt, es auch nur in den Grenzen dieser Oberfläche sich ausdehnt, wie denn auch andererseits sein hautartiges Gefüge es von der Betheiligung an den Bewegungen der tieferen lockeren Schichten ausschliesst. Dann ist es verständlich, dass es nach dem Schwunde der Keimhöhle am blindsackähnlichen Ende der embryonalen Darmhöhle nicht weiter wächst, und auch an deren Seiten gegenüber den beständig und sehr bald gerade dorsalwärts sich verschiebenden tieferen Zellenlagen zu einem relativen Stillstande kommt. Dadurch passt sich aber das Darmblatt durchaus der an seine Ränder anstossenden gleichfalls passiven Dotterzellenmasse an, und da die Berührung beider Theile nicht gestört wird, so tritt eben zuletzt ihre Verschmelzung ein, wodurch sie morphologisch und histiologisch als ein Ganzes erscheinen, ohne durch ihre Entwickelung zu dieser Auffassung zu berechtigen. Die untergeordnete Bedeutung dieser Erscheinung scheint sich mir auch daraus zu ergeben, dass das Darmblatt innerhalb der Rusconi'schen Oeffnung mit der äusseren Deckschicht in einen eben solchen kontinuirlichen Zusammenhang wie mit der Dotterzellenmasse tritt, während der Mangel eines morphologisch-genetischen Zusammenhangs beider Zellenlagen aus der früheren Beschreibung genügend erhellt (*Taf. II Fig. 31 und flg.*; *Taf. IV Fig. 70. 78*). Endlich muss ich noch erwähnen, dass jene auf den ersten Blick so bestechende eigenthümliche Verbindung des Darmblattes mit der Dotterzellenmasse nur eine zeitweilige ist, indem später während des Verbrauchs der letzteren das Darmblatt zu einem sie einschliessenden Sacke auswächst, also die Blasenform der sekundären Keimschicht, welche durch die Absonderung des Darmblattes gestört erschien, wenngleich erst spät vervollständigt.

Mit dem Erscheinen des Darmblattes ist die Bildung der embryonalen Grundlagen, nämlich der Keimblätter und damit wieder ein natürlicher Ab-

schnitt der Entwickelungsgeschichte abgeschlossen. Freilich werden, schon ehe die Keimhöhle verschwindet, im Rückentheile des Embryo die wichtigsten morphologischen Umbildungen eingeleitet; doch fallen die ersten kenntlichen Resultate derselben in die folgende Periode, sodass ein Rückblick an dieser Stelle nur das Erscheinen der Keimblätter berücksichtigen soll.

Was schon die Färbung in den Eiern der meisten einheimischen Batrachier andeutet, nämlich eine Zweitheilung des Dotters, vollzieht sich während der ersten Entwickelungsvorgänge recht deutlich. Der aufwärts gerichtete dunklere Kugelabschnitt theilt sich schneller als der untere, hellere und wird von demselben im Innern durch die Keimhöhle vollständig getrennt. Dabei gewinnt dieser Theil, welcher als Komplex aller Embryonalzellen die Bedeutung eines Keimes im engeren Sinne hat, die Form einer Kappe, welche mit ihrem dicken Rande der Dotterzellenmasse zuerst nur aufsitzt, allmählich aber dieselbe ganz umwächst. Von jenem Randwulste der Kappe oder primären Keimschicht breitet sich an deren Innenfläche die sekundäre Keimschicht aus, sodass man, wenn die Rusconi'sche Oeffnung verwachsen ist, den Keim sich als doppelwandige Blase vorstellen kann, in welcher die Dotterzellenmasse, mit einem Theile der Innenwand verwachsen, eingeschlossen ist (*Taf. II. Fig. 33 — 35*). Im Rückentheile, welcher die Darmhöhle nach aussen überdeckt, trifft man also zu äusserst die primäre Keimschicht — oberes Keimblatt, Sinnesblatt; nach innen davon ist die sekundäre Keimschicht zerfallen in das mittlere Keimblatt und das untere oder das Darmblatt. (*Taf. III Fig. 57. 58*). Während das Sinnesblatt und das mittlere Keimblatt schon sehr frühe über die ganze Dotterzellenmasse ausgebreitet sind, reicht das Darmblatt zunächst nur bis zu derselben und wächst späterhin ohngefähr in dem Masse auch nach unten zusammen, als jene schwindet. — Ueber die Mächtigkeit und besondere Beschaffenheit der einzelnen Blätter werde ich in den Beschreibungen ihrer einzelnen Leistungen reden. In Betreff des Dotterpfropfs bemerke ich, dass, wenn auch vielleicht in selteneren Fällen ein kleiner äusserer Theil desselben bei sonst normaler Entwickelung abgeschnürt wird, ich jedenfalls bei keinem der von mir untersuchten Batrachier (Rana, Bufo, Bombinator, Triton) dies zu beobachten Gelegenheit hatte. Vielmehr vollzog sich der von mir beobachtete Schluss der Rusconi'schen Oeffnung stets in folgender Weise. Sie verengte sich vorherrschend von beiden Seiten her, sodass sie spaltartig wurde und ihr Längsdurchmesser in der Medianebene des sich entwickelnden Embryonalkörpers lag; dabei stiessen die seitlichen Randwülste zuerst mit ihren äussern

Säumen und dann mit ihren inneren Flächen zusammen, während der Dotterpfropf dieser Bewegung entsprechend sich ins Innere zurückzog und endlich an der Dotterzellenmasse ganz verstrich (*Taf. IV. Fig. 70*).

Es ist bemerkenswerth, dass bereits Rusconi und v. Baer je einer besondern Grundanschauung über die Embryonalanlage folgten, welche später auch ihre Nachfolger in zwei Lager schied. Rusconi sieht nämlich wie Prévost und Dumas die morphologische Grundlage des Embryo in dem ganzen Dotter, dessen Centralmasse insbesondere sich in den Darm umwandle; und ferner läugnet Rusconi offenbar die Existenz der Keimblätter, indem seiner Ansicht nach die Dotterkörner unmittelbar in die verschiedenen Anlagen sich verwandeln (Nr. 59 S. 94. 97, Nr. 16 S. 222). v. Baer, welcher mit der Entwickelungsgeschichte der Batrachier sich viel weniger beschäftigte als Rusconi, stellte doch im Gegensatze zu diesem die Sätze auf: 1. dass das Froschei ebenso wie die Eier der anderen Wirbelthiere in Keim und Dotter, d. h. in eine morphologische Grundlage des Embryo und eine dieselbe ernährende Substanz zerfalle, 2. dass jener Keim oder die eigentliche Embryonalanlage sich in Keimblätter spalte. Ich habe bereits in einem früheren Aufsatze gezeigt, „dass der Dotterkern des Bombinator igneus zum Theil wenigstens einen wahren Nahrungsdotter vorstellt" (Nr. 64 S. 113. 114); in der vorliegenden Arbeit werde ich nachweisen, dass die Dotterzellenmasse des Batrachiereies dem sogenannten Nahrungsdotter anderer Wirbelthiere durchaus und vollständig entspricht, dass also Rusconi's gegentheilige Ansicht der Begründung entbehrt. Andererseits erscheint es gegenüber einer neuesten Arbeit (Dönitz) nicht überflüssig, recht nachdrücklich zu betonen, dass der Ausdruck „Blätter" für die Embryonalanlagen den Erscheinungen nicht „möglichst wenig", sondern auf das Beste und Vollständigste entspricht (vgl. Nr. 67 S. 620). Kurz — v. Baer hatte in jenen beiden Behauptungen, welche nicht so sehr einer genauen Kenntniss der Entwickelung der Batrachier, als vielmehr seinen umfassenden Studien über die Entwickelung der Wirbelthiere überhaupt entsprangen, vollkommen Recht gegenüber den entgegengesetzten Lehren Rusconi's, welche derselbe auch noch in seinem letzten Werke mit grösstem Eifer vertheidigte. — Rusconi's unbedingte Anhänger in der bezeichneten Richtung, auf deren Irrthümer ich daher nicht weiter eingehen will, sind Reichert, Cramer, Dönitz; Remak, Stricker und v. Bambecke

folgen Rusconi darin, dass sie die Annahme eines Nahrungsdotters für die Batrachier verwerfen, während sie dagegen nach dem Vorgange v. Baers und J. Muellers die Keimblätter gelten lassen. Vogt endlich nimmt eine eigenthümlich vermittelnde Stellung ein. Das, was er Nahrungsdotter nennt, ist vielmehr eine Werkstätte zur Bildung stets neuen Zellenmaterials für die sich entwickelnden Organe. Wenn er aber durch diese Auffassung an Reichert erinnert, so verwahrt er sich dennoch ganz entschieden gegen einen solchen Vergleich. Die Organe gingen ebenso wenig unmittelbar aus dem Dotter hervor, als andererseits wirkliche Blätter existirten. Dagegen liesse sich eine schichtenweise Anordnung der von innen her gelieferten Zellen nicht läugnen (Nr. 26 S. 62. 65). Nicht weniger gegenüber diesen schwankenden Angaben als den entschiedenen Abweichungen von der Lehre v. Baers wird es meine Aufgabe sein, dieselbe ausführlicher, als es in meinem Aufsatze geschah, zu bestätigen. Doch kann das Verhalten der Dotterzellenmasse erst später näher beleuchtet werden, hier aber zunächst nur eine Besprechung der Keimblätter stattfinden.

Ueber die Blätter des Batrachierkeims hat sich v. Baer nicht eingehend ausgelassen, sondern nur ganz allgemein von zwei Schichten gesprochen. Wenn ich aber auf seine Bemerkung Rücksicht nehme, dass er die allgemeinen Umbildungen der Keimblätter, welche er zunächst und hauptsächlich am Hühnerembryo erforschte, auch „am Frosche vollständig verfolgt" habe (Nr. 8. I S. 164), so darf ich wohl seine bezüglichen Anschauungen hier aufführen, wobei ich zunächst weniger den schematischen Darstellungen, welche häufig ganz allein berücksichtigt werden, als den mitgetheilten Befunden folge (vgl. Nr. 8. I S. 20. II S. 67. 68). An der oberen und an der unteren Fläche des Keimes entwickeln sich allmählich zwei Schichten, zwischen denen eine indifferente Masse liege. Während jene zur Hautschicht und zur Schleimhautschicht sich ausbilden, hänge die innere Masse „zum Theil mehr an der unteren Schicht, zum Theil mehr an der oberen an", woraus die Gefässschicht dort, hier die Fleischschicht hervorgehe. Die Möglichkeit oder Wahrscheinlichkeit, dass diese beiden Schichten einen gemeinsamen Ursprung in jener mittleren Masse hätten, wird ganz ausdrücklich hervorgehoben (Nr. 8. I S. 20. 41), sowie die Hautschicht ganz richtig als die gemeinsame Grundlage für die Haut und den Centraltheil des Nervensystems gedeutet und der Name „sensible Schicht" nur aus formellen Gründen vermieden wird (Nr. 8. II S. 68 Anm. 3). Wenn aber nach

v. Baer anfangs drei, dann durch Sonderung der mittleren vier übereinander liegende Keimschichten zu unterscheiden sind, so soll sich ihre Gesammtheit erst nachträglich (gegen den dritten Brüttag) in die beiden räumlich getrennten Blätter, das animalische und das vegetative spalten, sodass ersteres die Haut- und die Fleischschicht, letzteres die beiden anderen Schichten umfasst (Nr. 8 I S. 20. Anm. S. 40 — 42, II S. 68. Anm. 4). Ich glaube, dass es keiner weiteren Begründung bedarf, um in dem Angeführten den Keim der Dreiblättertheorie zu erkennen; ferner erhellt eben daraus, dass die schematischen Darstellungen v. Baer's, wonach zwei ursprüngliche Schichten oder Blätter, eben das animalische und vegetative, sich verdoppelten (Nr. 8. I Scholion IV), mit Unrecht als die eigentlichen Befunde seiner Untersuchungen hingenommen und beurtheilt werden. In seinen „Reflexionen" hat v. Baer allerdings dem Einflusse der zu seiner Zeit herrschenden Vorstellung, dass die künftige Funktion der Theile ihre Entwickelung bestimme, sich nicht ganz entziehen können; daraus entsprang die Annahme animalischer und vegetativer Anlagen, die er in Uebereinstimmung zu bringen suchte mit seinen Beobachtungen, welche durchaus nicht eine einfache Bestätigung des Pander'schen Zweiblättersystems enthalten, sondern wenngleich unbestimmt auf drei ursprüngliche Schichten hinweisen. Dass aber diese beiden Auffassungen sich nicht so vereinigen lassen, wie nach meinen Erfahrungen die drei Keimblätter nur eine weitere Ausbildung zweier ursprünglichen Schichten darstellen, liegt auf der Hand. Die Existenz der „animalischen und der vegetativen" Schicht als ursprünglicher Keimsonderung angenommen, würde das mittlere Keimblatt durch ein Zusammenwirken beider entstehen müssen, d. h. die animalische Schicht enthielte mehr als meine primäre Keimschicht, die vegetative also weniger als die entsprechende sekundäre Schicht. Wenn also v. Baer auch auf dem richtigen Wege sich befand, so fehlte ihm doch noch die klare Einsicht in die Entstehung der drei Keimblätter; und nachdem Reichert vergeblich versucht, die Blättertheorie zu verdrängen und die Entwickelung aller embryonalen Anlagen bloss auf lokale Differenzirungen zurückzuführen, war es Remak vorbehalten, das von v. Baer Festgestellte zu bestätigen, dessen Andeutungen auszuführen und ferner die Entstehung jener Blätter mit der Bildung der im Batrachierei so stark entwickelten Höhlen in Zusammenhang zu bringen. Nachdem nämlich Rusconi ausser der v. Baer-schen Höhle (Keimhöhle) noch eine andere in den Batrachiereiern entdeckt hatte, so führte diese Entdeckung zunächst nur eine Verwirrung in der Kennt-

niss über die Bildung und das gegenseitige Verhältniss beider Höhlen*, aber nicht die geringste Aufklärung darüber herbei, ob sie beide schwinden und was eventuell aus der übrigbleibenden werde. Reichert, Cramer und Vogt berücksichtigten die bezeichnete Entdeckung Rusconi's gar nicht, obgleich sie mit seinen allgemeinen Resultaten übereinstimmten. Remak that nun einen entscheidenden und bedeutenden Schritt vorwärts, und wenn man einige Einzelheiten seiner Beschreibung und gewisse Deutungen bei Seite lässt, so muss man seine Beobachtungen als im wesentlichen richtige anerkennen. Die Decke der Furchungshöhle ist allerdings die erste gesonderte Embryonalanlage, und es wird auch gewissermassen durch die von unten aufsteigende Rusconi'sche Spalte eine zweite Zellenschicht jener ersteren angefügt und zugleich durch die Ausbreitung der neuen Höhle die frühere oder die Furchungshöhle verdrängt. Aber Remak irrte darin, dass er 1. in der Decke der Furchungshöhle und in ihrer Fortsetzung zwei Keimblätter annahm, sodass die neuhinzukommende Anlage nur aus einer Zellenlage oder dem dritten Keimblatte bestehen sollte, 2. dass er die Nahrungshöhle aus einer Einstülpung der hellen unteren Dotterfläche hervorgehen liess, sodass also das dritte Keimblatt genetisch als eine Fortsetzung des ersteren erschien, das mittlere Keimblatt dagegen mit freiem Rande in der Tasche oder Falte steckte, welche jene beiden Blätter am Umfange der Rusconi'schen Oeffnung bildeten, 3. dass er jene Nahrungshöhle nur als primitive betrachtete, welche zum grössten Theile wieder schwinde und durch eine ganz neu entstehende ersetzt werde** (Nr. 40 S. 145). — Die Darstellung von Stricker bezeichet abermals einen Fortschritt, indem dieser Forscher die unter 1. und 2. bezeichneten Irrthümer Remak's aufdeckte und zurechtstellte. Aber auf der anderen Seite entwickelten sich auch neue Irrthümer. Nach Remak's Darstellung wurde ein Theil der hellen Dottermasse successiv an die ganze erste Keimblätteranlage angelegt, und so waren die Keimblätter im ganzen Umfange des Eies aus analogen Theilen hervorgegangen; Stricker läugnete aber diese Analogie, indem er lehrte, dass ein Theil des Rückens und des Bauches schon ursprünglich als Ganzes angelegt sei (Keimhügel, Rindenschicht),

---

* Erst irrte Rusconi selbst in der Bezeichnung der neuhinzugekommenen Höhle, dann wurde die ganze Rusconi'sche Beschreibung von Remak missverstanden, worauf erst in neuester Zeit Golubew dieses Missverständniss aufklärte (Nr. 68 S. 89 und flg.).

** Das Genauere über diesen Punkt kann erst später ausgeführt werden. Ich bemerke hier nur, dass die Remak'sche Anschauung bereits in der Reichert'schen Darstellung vorgebildet erscheint.

welches nur einer Spaltung in die Keimblätter bedürfe, während in den übrigen Theilen nur die zwei oberen Keimblätter (beide zusammen meinem Sinnesblatte entsprechend) von Anfang an vorgebildet seien, die zwei weiteren aber aus einem ganz anderen Dotterabschnitte, dem weissen Boden der Furchungshöhle* sich neu bildeten.

Wenn aber die Lehre von der Keimblätterbildung bis Stricker eine fortschreitende Entwickelung gezeigt hatte, so machte sie durch die Arbeiten von v. Bambecke, Dönitz und Golubew entschiedene Rückschritte. Dass die Reichert'sche Lehre von den Embryonalanlagen in unveränderter Gestalt wiederum auftauchen konnte (Dönitz), erscheint um so weniger erklärlich, als Stricker, welcher in seinem ersten Aufsatze derselben gleichfalls huldigte, im folgenden (Nr. 46 S. 317) uns neben der neuen Auffassung eine Aufklärung darüber gab, wie Reichert's allgemein gültig sein sollende Bilder zu Stande kamen.** Die neuen Beobachtungen von Dönitz sind aber zu spärlich und zu wenig zusammenhängend, um Anhaltspunkte zu einer erneuerten Widerlegung der alten Irrthümer zu bieten. Ebenso ungenügend erscheinen mir die Untersuchungen von v. Bambecke und Golubew, welche offenbar in der irrigen Voraussetzung, dass zur Erkenntniss der relativ einfachsten Verhältnisse, wie sie in den ersten Entwickelungsphasen bestehen, auch die einfachsten Mittel, eben einige gelegentliche Durchschnitte genügen, mit Hülfe solcher das von ihren Vorgängern bereits Festgestellte umzustossen suchten, während doch ihre eigenen Auffassungen als durchaus unbegründete zurückgewiesen werden müssen.

Wenn ich zuletzt an meine eigenen Beobachtungen komme, so muss ich zuerst daran erinnern, dass, bevor ich dieselben in der gegenwärtigen Gestalt abschloss, ich die analogen Vorgänge in den Eiern der Knochenfische, Vögel und Säugethiere so eingehend wie es mir nur möglich war untersucht und dabei im wesentlichen eine vollständige Uebereinstimmung der Keimblätterbildung

* Stricker lässt in diesem Boden irrthümlicherweise eine besondere, mässig starke Schicht von Zellen bestehen, welche auffallend, kleiner als die übrigen Dotterzellen, eine Mittelstellung zwischen diesen und den Embryonalzellen einnehmen.

** Es geht aus der angezogenen Stelle hervor, dass die Reichert'schen Ansichten aus der Untersuchung von Durchschnitten entsprangen, welche nur parallel zur Rusconi'schen Oeffnung ausgeführt wurden. Wer sich auf diese einseitige Untersuchung beschränkt, dem müssen natürlich die Bildung und Veränderung beider Höhlen, sowie die damit verbundenen Zellenbewegungen im Eie verborgen bleiben.

in allen Wirbelthieren gefunden hatte (No. 102, 103, 108).* Meine Abbildungen stimmen im allgemeinen mit denen Stricker's überein; meine abweichende Deutung der Erscheinungen liegt allerdings nicht auf der Hand, aber so wie sie aus den gleichlautenden Ergebnissen der Untersuchung über die Keimblätterbildung bei den übrigen Wirbelthieren sich ergab, erschien sie mir einfacher und geeigneter, den ganzen Vorgang einheitlich zu begründen, als die früheren Auffassungen. Es erhellt aus meiner Beschreibung, dass der ganze Komplex der einzelnen, scheinbar selbstständigen Veränderungen im Grunde auf eine gemeinsame Quelle, auf die Auswanderung der Embroyonalzellen gegen den Rand der primären Keimschicht hin zurückgeführt werden könne. Früher wurde aber nicht diese ursprüngliche Bewegung, sondern nur ihr Enderfolg, nämlich die Erhebung der Dotterzellen vom Boden der Keimhöhle an die Decke derselben bemerkt; Stricker nahm an, dass jene Dotterzellen, wenn sie sich einmal angelagert haben, ihren Platz nicht mehr verlassen, nicht längs der Decke fortgeschoben würden, sondern dass stets neue längs des Randes der Anlagerung, also selbstständig hinaufwanderten, wogegen Golubew sie mechanisch gehoben werden lässt durch eigenthümliche Formveränderungen der unmittelbar unter ihnen liegenden Zellen. Obgleich nun Stricker seine Ansicht für den unmittelbaren Ausdruck von unzweifelhaften Thatsachen hält (No. 46 S. 320), so muss ich ihm doch entschieden widersprechen; jener in die Höhe gehobene Wulst von Dotterzellen bleibt unverändert, kompakt und weder gehen seine Zellen in die Zusammensetzung der sekundären Keimschicht ein, noch ist jemals eine Zufuhr neuen Materials vom Boden der Keimhöhle, am wenigsten auf dem von Stricker angegebenen Wege sichtbar. Ebenso wenig aber kann ich Golubew's Erklärung beitreten; wenn er bei dem allgemeinern Ausdrucke stehen geblieben wäre, dass die Zellen vom Boden der Keimhöhle durch die Theilungsvorgänge der darunter befindlichen Elemente in die Höhe gehoben würden, so liesse sich dies noch hören, aber da er den Nachdruck darauf legt, dass die sich theilenden Zellen (die Uebergangsformen) alle in einer bestimmten Richtung sich strecken und dadurch die darüberliegenden Massen heben, und dass dieser Vorgang während der ganzen Bewegung sich fortlaufend wiederhole, so muss ich diese Vorstellung durchaus von der Hand weisen.

* Betreffs der Ausführung der in den vorläufigen Mittheilungen enthaltenen kurzen Notizen kann ich mich leider nicht auf bereits veröffentlichte Aufsätze berufen, sondern bloss auf solche, welche theils gleichzeitig mit dieser Arbeit, theils wohl etwas später erscheinen werden.

Denn jene gestreckten Zellenformen kommen nach den Golubew'schen Abbildungen ganz besonders ausgezeichnet im Dotterpfropfe und mitten in der centralen Dottermasse vor, also gerade unter ruhenden Massen; andererseits aber habe ich solche Formen, wie sie Golubew beschreibt und abbildet, weder unmittelbar hinter den sich bewegenden Massen, noch überhaupt gesehen. Da wir also weder eine selbstständige Bewegung jener Dotterzellen noch die von Golubew entdeckte Ursache ihrer passiven Ortsveränderung anzunehmen brauchen, so können wir zur Ausdehnung der ganzen Embryonalzellenmasse zurückkehren. Für diese oder die centrifugale Auswanderung der Embryonalzellen können natürlich die verschiedensten Ursachen erdacht werden; doch scheinen die Theilungsvorgänge der Zellen am meisten geeignet, jene Bewegung zu erklären, denn sie sind einmal stets an den Zellen selbst gegenwärtig und ferner nehmen sie Bezug auf das Verhältniss von Centrum und Peripherie der Keimschicht, indem sie dort nachweislich am schnellsten, hier langsamer erfolgen. Dass die bei jenen Theilungen erscheinenden Bewegungen, Zusammenziehungen der ganzen Embryonalzellen keine lebendigen sind, geht aus den Betrachtungen des vorigen Abschnittes hervor. Der Zellenleib zieht sich auf einen ausser ihm (im Zellenkerne) wirkenden Reiz zusammen, und da die Auslösung dieses Reizes durch einen Stoffwechsel nicht vermittelt wird, so fehlt jede Veranlassung, von wirklichen Lebenserscheinungen zu reden. Die Theilungen der Embryonalzellen bewirken nun in viel höherem Grade als die frühere Dottertheilung eine Verschiebung der ganzen Masse; solange die Dotterstücke die Form der Kugelausschnitte behielten, konnte das Volumen der ganzen Kugel nicht merklich zunehmen, aber sobald bei jeder Theilung aus einem rundlichen Körper zwei ähnliche runde hervorgingen, musste der zu den Zwischenräumen erforderliche Raum stetig wachsen und eine wirkliche Verschiebung der Zellen eintreten. Einen Grund dafür, dass diese Verschiebung in der Flächenrichtung der Keimschicht und nicht in der Richtung ihrer Dicke stattfindet, sehe ich darin, dass die Dottertheilungen, wie man sich an Durchschnittsbildern leicht überzeugt, mit Bezug auf die Dotterkugel ganz überwiegend in radiären und nur sehr viel seltener in koncentrischen Ebenen erfolgen. Und dass jene Verschiebung, wenn sie einmal um den oberen Pol begann und auch weiterhin von dort aus am meisten unterstützt wird, in koncentrischen Kreisen gegen die Peripherie vorrückt, scheint mir ganz natürlich zu sein. So setzen sich alle die kleineren Bewegungen, welche aus den Theilungen der Embryonalzellen resultiren, zu einer allgemeinen, zu der Ausdeh-

nung der ganzen primären Keimschicht zusammen, welche durch den Widerstand der trägen, d. h. sehr viel langsamer sich theilenden Dotterzellen zu einer Veränderung der Bewegungsrichtung gezwungen, in Folge dessen die Bildung der sekundären Keimschicht herbeiführt. Daraus ergibt sich aber, dass die Embryonalanlage oder der eigentliche Keim, welcher nach seiner Abstammung von der Dotterkugel ursprünglich ein Kugelsegment gewesen und darauf zu einer halbkugeligen Schale sich ausgebildet hatte, gleich nach der Entstehung der Embryonalzellen eine einzige Schicht, gleichsam ein erstes Keimblatt bildet (primäre Keimschicht) und dass darauf ein zweites nicht durch Anlagerung neuen Materials oder durch histiologische Differenzirung der früheren Masse' sondern durch eine Art Faltung der ersten einheitlichen Anlage entsteht (sekundäre Keimschicht). Die beiden ersten Schichten des Keims entwickeln sich also aus einer morphologischen Umbildung einer höchst einfachen ersten Anlage; die weitere Ausbildung der Keimblätter erfolgt aber durch lokale Absonderung, welche die einfache Zellenlage an der freien Fläche jeder der beiden Keimschichten betrifft. An der primären Keimschicht, also an der ganzen Oberfläche des Eies geschieht dies zuerst, und zwar zeigt sich der Anfang dazu in der oberen Hemisphäre, noch ehe die sekundäre Keimschicht recht begonnen hat; so entsteht die Schicht, welche seit Reichert als Umhüllungshaut bekannt ist. Sobald die sekundäre Keimschicht durch die Bildung der Rusconi'schen Spalte oder der Darmhöhle eine freie Fläche erhält, sondert sich von ihr das Darmblatt ab, welches ebenso wie die Umhüllungshaut aus einer einfachen Zellenlage besteht und mit derselben am Rande der Rusconi'schen Oeffnung zusammenfliesst. Diese Analogie in der Entwickelung der beiden, man möchte schon vorausgreifend sagen, Epithelial- oder Deckblätter an den beiden Keimschichten scheint hinlänglich die von Stricker zuerst aufgebrachte Viertheilung der Embryonalanlage zu begründen und zu rechtfertigen. Und doch kann ich mich dieser Anschauung nicht anschliessen. Ich behandle allerdings zunächst nur die Entwickelung der Batrachier, und wenn ihre Embryonen thatsächlich vier Keimblätter hätten, so finde auch ich darin, dass die Embryonen anderer Wirbelthiere nur drei Keimblätter besitzen, noch keinen Grund, von jenen vier Blättern eines zu Ehren der Analogie zu eliminiren. Aber bevor die Umhüllungshaut (Deckschicht) als selbstständiges Keimblatt von dem darunter befindlichen Theile der primären Keimschicht oder dem Nervenblatte (Grundschicht) getrennt wird, muss dazu auch ein genügender

Grund vorhanden sein.* Die Deckschicht betheiligt sich nun an den meisten Bildungsakten der Grundschicht (ausgenommen bei der Bildung des Ohrbläschens und der Seitennerven) gleich in der ersten Anlage, erzeugt für sich allein nur die einigen Batrachiern** eigenthümlichen Haftorgane in der Nähe des Mundes und verschmilzt darauf mit der übrigen Grundschicht zu der Epidermis, welcher sicherlich Niemand die Bedeutung eines morphologisch durchaus einheitlichen Organs absprechen wird. Nach ihrer Produktionsthätigkeit besitzt die sogenannte Umhüllungshaut nicht den geringsten Anspruch auf die Bezeichnung eines besonderen Keimblattes; dies gilt von den Batrachiern ebenso wie von den Knochenfischen, bei denen gleichfalls eine besondere Deckschicht des oberen Keimblattes vorkommt (vgl. No. 107. 108). Wenn man aber nach dieser Feststellung berücksichtigt, dass aus dem einfachen oberen Keimblatte der Amnioten ganz dieselben Anlagen sich entwickeln, wie aus dem zweischichtigen der Batrachier und Knochenfische, so dürfte man wohl zu dem Schlusse gelangen, dass die Deckschicht der letzteren nur als eine zeitweilige Sonderung des oberen Keimblattes anzusehen sei, welche ohne Bedeutung für die morphologische Embryonalentwickelung vielleicht einem ähnlichen Zwecke dient wie das Amnion, und wegen ihres immerhin nicht ganz flüchtigen Bestandes eine besondere Bezeichnung erhalten mag. Um aber nicht an den Irrthum der

* Einen solchen sieht nun freilich Török (No. 58 S. 4. 5) bereits in der Beobachtung, dass beide Schichten „ursprünglich", d. h. an den ersten Embryonalanlagen, geschieden seien. Aber das mittlere Keimblatt zerfällt ebenfalls, bevor es sich in verschiedene Anlagen umbildet, in zwei Schichten, welche nicht mehr aber auch nicht weniger verdienten als besondere Keimblätter betrachtet zu werden wie die Umhüllungshaut und das Nervenblatt. Was aber in dem einen Falle unterlassen wird, dürfte alsdann in dem andern nicht gelten. Eine weitere Unterstützung der Stricker'schen Auffassung glaubt Török darin zu finden, dass das Nervenblatt die nervösen Theile erzeuge, aber „mit der Anlage der Horngebilde nichts mehr gemeinschaftlich hat" (S. 5), deren Keimboden, das Hornblatt, Török an einer Stelle (S. 7) mit der Umhüllungshaut identificirt, obgleich er diese Gleichstellung vorher (S. 3) als unrichtig bezeichnet hatte. Da aber das „Nervenblatt" die Linse und gemeinsam mit der Umhüllungshaut die Epidermis bildet, so dürfte auch jener zweite von Török angeführte Beleg für die Viertheilung des Keims hinfällig erscheinen. Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, dass es mir gewagt, wenn nicht ungerechtfertigt erscheint, eine Kritik der Keimblättertheorie auf drei Durchschnitte hin — auf mehr bezieht sich wenigstens Török nicht — begründen zu wollen, zumal die dazu gehörigen Beobachtungen nicht eine einzige neue Thatsache bringen.

** Salamandra maculata besitzt sie jedenfalls nicht; und es scheint mir wahrscheinlich, dass wohl alle Batrachier, die ihr Embryonen- und erstes Larvenleben nicht im Wasser verbringen, diese Drüsen entbehren, da dieselben nur embryonale Organe sind und ihre Funktion, die herumschwimmenden Larven hier und da durch Schleimfäden an festen Gegenständen zu befestigen, bei den genannten Thieren gar nicht ausüben können.

Reichert'schen Schule zu erinnern, habe ich den Ausdruck „Umhüllungshaut“ mit der allgemeineren Bezeichnung „Deckschicht“ vertauscht.

Anders wie die Deckschicht, welche die Bedeutung, die sie nach ihrem ersten Erscheinen zu haben schien, durch ihre weitere Entwickelung verläugnete, zeigt der ihr scheinbar analoge Theil der sekundären Keimschicht, das Darmblatt, schon gleich anfangs die grössere Unabhängigkeit vom Mutterboden dadurch, dass es nicht allein von demselben sich trennt, sondern an die genetisch ihm viel ferner stehenden Dotterzellen sich anschliesst. — Ein anderer Unterschied zwischen der Deckschicht und dem Darmblatte führt die Betrachtung endlich noch auf das mittlere Keimblatt. Jene beiden Blätter sind freilich gleicherweise Abscheidungen an der freien Fläche ihres Mutterbodens, aber die freie Fläche der primären Keimschicht entspricht zugleich der ganzen Ausbreitung derselben, wogegen die sekundäre Keimschicht nur zum geringeren Theile eine freie Fläche besitzt; und bleibt auch das Wesen des Darmblattes davon unberührt, so fragt sich, ob das mittlere Keimblatt in demselben Falle ist. Die Trennung der sekundären Keimschicht und der Dotterzellenmasse erfolgt so ungleichmässig, dass, wenn auf der einen Seite daraus die Darmhöhle hervorgegangen ist, im übrigen Umfange die Sonderung noch wenig entwickelt ist. Zeigt sich auch dort endlich die Trennung, so läuft sie nicht etwa in die Darmhöhle aus, sondern wird an der Grenze derselben durch die Verbindung, welche das Darmblatt mit der Dotterzellenmasse eingeht, aufgehalten und gezwungen in die Scheidegrenze zwischen dem Darmblatte und dem mittleren Keimblatte des Rückentheils überzugehen. Es erhellt hieraus, dass das mittlere Keimblatt im ganzen Umfange des Embryo genetisch ungleich zusammengesetzt ist: im Bereiche der Darmhöhle geht es aus der sekundären Keimschicht nach Abzug des Darmblattes, im Umfange der Dotterzellenmasse aus der ganzen Schicht hervor. Aber dieser Unterschied verliert jede Bedeutung durch die Ueberlegung, dass die ungesonderte sekundäre Keimschicht weder eine bestimmte Anlage, noch überhaupt eine morphologisch bereits fixirte Bildung (z. B. ein festzusammenhängendes Blatt) ist, sondern eine indifferente Zellenmasse, welche erst im Begriff steht, sich zu einer bestimmten Form umzubilden. Löst sich nun das Darmblatt nicht am ganzen Umfange, sondern nur an einer beschränkten Stelle jener Schicht ab, so bleibt die letztere dennoch, weil nach Form und Inhalt noch indifferent, in allen Theilen gleichwerthig zurück und stellt sich daher auch als mittleres Keimblatt ebenso dar.

Diejenigen Momente, welche sich aus der voranstehenden Bildungsgeschichte des Batrachierkeims als die allgemeinen und gesetzmässigen ergeben, habe ich an den Eiern der Teleostier, Vögel und Säugethiere wiedergefunden (vgl. No. 102. 103. 108). Für die ausführliche Darstellung der betreffenden Untersuchungen verweise ich auf die „Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere", welche sich dem schon citirten (No. 108) anschliessen werden, und will hier nur deren Ergebnisse anführen. An den Eiern aller genannten Wirbelthiere lässt sich ein kleinerer Dottertheil, aus welchem die Keimblätter hervorgehen, von einem grösseren unterscheiden, welcher für die Blutbildung und die Ernährung des aus den Keimblättern sich entwickelnden Embryo bestimmt ist.* Den ersteren hat man bei den meroblastischen Eiern als K e i m, den anderen als N a h r u n g s d o t t e r bezeichnet; ich übertrage diese Bezeichnungen auch auf die entsprechenden Theile der holoblastischen Eier (Batrachier, Säuger), so wie schon v. Baer am Froscheie Keim und Dotter schied. Der Keim begreift die um den oberen Pol gelegene Dotterpartie, welche sich überall vollständig und energischer theilt als der Nahrungsdotter und zuletzt in die scheibenförmige, mehr oder weniger gekrümmte Masse der Embryonalzellen übergeht. Anfangs ist diese Keimscheibe einfach (primäre Keimschicht); während ihrer andauernden Ausbreitung schlägt sich aber ihr Rand nach innen um und entsteht dadurch in der geschilderten Weise die sekundäre Keimschicht. Beide Keimschichten bilden alsdann eine doppelwandige Kappe, welche den Nahrungsdotter umwachsend zur doppelwandigen Keimblase wird. Der Nahrungsdotter umfasst die in verschiedenem Masse grössere untere Hälfte der Dotterkugel, theilt sich träge, bei den holoblastischen Eiern immerhin vollständig, bei den meroblastischen nur theilweise, bisweilen auch erst sehr spät, wie ich es im vorigen Abschnitte angab. Die kernhaltigen Elemente des Nahrungsdotters gelangen dann in die ihm unmittelbar anliegenden Keimtheile (mittleres Keimblatt), um das embryonale Blut zu bilden; der übrige Nahrungsdotter wird, mag er organisirt sein (holoblastische Eier) oder nicht (meroblastische Eier), als wirkliche Nahrung verbraucht. Das ganze Innere der doppelwandigen Keimblase kann nämlich als eine grosse, embryonale Darmhöhle aufgefasst werden, welche aber nur unmittelbar unter dem

* Für die Batrachier ist das Betreffende in den Abschnitten über das Darmblatt und den Darmkanal nachzusehen. Da die bezeichnete Eintheilung allen, auch den holoblastischen Eiern gemeinsam ist, so erhellt, dass die Wirbelthiereier eigentlich alle meroblastisch sind.

Keime einen freien Raum aufweist, sonst vom Nahrungsdotter ausgefüllt ist, und deren eigenthümliche Auskleidung, das Darmblatt, anfangs nur auf jenen oberen Theil beschränkt ist und erst später, nachdem nämlich die blutbildenden Elemente in das mittlere Keimblatt übertraten, sich über den ganzen Nahrungsdotter ausbreitet. Der letztere ergänzt also gewissermassen das sich ihm auch in den meroblastischen Eiern (Hühnchen) eng anschliessende Darmblatt zur Form eines Hohlgebildes; und wenn bei den holoblastischen Batrachiereiern auch formell keine wahrnehmbare Grenze zwischen beiden Theilen besteht, so braucht man sich nur den als Dotterzellenmasse bezeichneten Nahrungsdotter auf ein geringes Mass reducirt zu denken, um in ihm bloss einen Theil des Darmblattes, also überhaupt der sekundären Keimschicht zu erkennen. Verfolgt man die Entwickelung des Batrachiereies noch weiter rückwärts, so findet man jene Dotterzellenmasse (Nahrungsdotter) stets in kontinuirlichem Zusammenhange mit dem Rande der sekundären Keimschicht, sodass wenn diese gleichsam noch im Randwulste der primären Keimschicht ruht, auch diese kontinuirlich in die Dotterzellenmasse übergeht. Diese Ueberlegung führt uns dahin, Keim und Nahrungsdotter im Anfange ihrer Entwickelung als zwei mehr oder weniger ungleiche Hälften eines einheitlichen Ganzen aufzufassen, welche am Umfange des Eies mit ihren Rändern zusammenhängen, innen aber durch die Keimhöhle auseinander gehalten werden. Mit anderen Worten — Keim und Nahrungsdotter bilden anfangs eine einfache dickwandige Hohlkugel oder Blase, welche während des Vorgangs, der uns als Umschlag der primären und Bildung der sekundären Keimschicht bekannt ist, von einer Seite her bis zur Berührung der entgegenstehenden Wände, also unter Verdrängung der Keimhöhle sich einstülpt, sodass die Einstülpung den ganzen Nahrungsdotter und einen peripherischen Theil des Keimes (sekundäre Keimschicht) begreift. Den Eindruck einer solchen Einstülpung empfängt man beim Batrachiereie ohne weiteres, sobald man den Nahrungsdotter oder die Dotterzellenmasse bloss als eine lokale Verdickung der eingestülpten Hemisphäre ansieht, wodurch ja das Wesen des ganzen Vorgangs nicht beeinträchtigt wird. Der gleiche Eindruck wird an den Eiern der Fische, Reptilien und Vögel nur durch die grosse Massendifferenz zwischen Keim und Nahrungsdotter und durch die mangelhafte Dotterzellenbildung des letzteren gestört, während alle wesentlichen Momente jener allgemeinen Auffassung vorhanden sind; und denkt man sich dazu die Dotterzellenmasse des holoblastischen Eies nachträglich aufgelöst und verflüssigt, so hat man die Verhältnisse des Säugethiereies,

dessen erste Umbildung also gleichfalls auf jenen Typus einer eingestülpten Keimblase zurückgeführt werden kann. Lässt sich aber in diesem Bilde die Uebereinstimmung aller Wirbelthiereier in ihrer ersten Umbildung zusammenfassen, so bietet wiederum das Batrachierei, in welchem jenes typische Bild am deutlichsten hervortrat, den nächsten Anschluss an die wirbellosen Thiere: eine bloss quantitative Reducirung der Dotterzellenmasse, also ein vollständiges Zusammenfliessen derselben mit dem Darmblatte und in zweiter Linie überhaupt mit der sekundären Keimschicht zu einer gleichmässigen Zellenlage ergibt die Gastrula HAECKEL's, die gemeinsame Embryonalform der meisten wirbellosen Thiere, welche sich vielleicht ebenso, wie es bei den meroblastischen Wirbelthiereiern geschah, auch auf alle übrigen Wirbellosen, soweit sie sich aus Eiern entwickeln, ausdehnen lässt.

IV. Die Sonderung der einzelnen Organanlagen.

Von dem Zeitpunkte an, wann die einfachen Embryonalanlagen fertig gebildet sind, wird die Aufgabe der Darstellung eine besonders schwierige. Alle Theile sind in einer gleichzeitig fortschreitenden Veränderung begriffen, die eingehende Betrachtung des einen wird durch die Vernachlässigung des anderen leicht unverständlich, und kann andererseits eine Besprechung der allgemeinen Fortschritte der Gesammtentwickelung nicht gut vorausgeschickt, können dieselben in ihrer wesentlichen Bedeutung überhaupt nicht erfasst werden, solange die genaue Kenntniss der Einzelvorgänge fehlt. Es hat mir daher folgende Anordnung des Stoffes zweckentsprechend geschienen. — In diesem ganzen Abschnitte soll die Umbildung der einzelnen Keimblätter nur soweit verfolgt werden, als die daraus hervorgehenden Anlagen noch durchweg aus indifferenten Embryonalzellen zusammengesetzt bleiben, also die gröbere Form, das morphologische Moment in der Erscheinung durchaus vorherrscht. Indem die Aufmerksamkeit auf diese Weise ausschliesslich der morphologischen Entwickelung zugewandt bleibt, soll die dem Aufbau unseres Thieres zu Grunde liegende Architektonik klar hervortreten und der Vorstellung sich einprägen, damit die späteren Zustände der einzelnen Organe und ganzer Körperregionen sich jederzeit leicht auf die einfachen Grundlagen und deren gesetzliche, in Wechselwirkung stehende Umbildungen zurückführen lassen. Dabei glaube ich alles, was für diesen Zweck nicht unmittelbar von Bedeutung ist, also die äusseren Umwandlungen, wie sie sich am unberührten Embryo darstellen, um so eher zurückstellen zu dürfen, als dieselben durch häufige Wiederholung seit Rusconi's Zeit hinlänglich bekannt geworden sind (vgl. Nr. 6 S. 10 — 22 und Nr. 39 S. 32 — 43).

Um aber gewisse allgemeinere Anhaltspunkte für Zeitbestimmungen zu gewinnen, habe ich den ganzen Zeitraum der Entwickelung bis zur Metamorphose in drei Abschnitte eingetheilt, zunächst unterscheide ich Embryo und Larve in der Weise, dass der erstere Ausdruck sich auf jene Zeit bezieht, während welcher die Anlagen aus mehr oder weniger indifferenten Embryonalzellen bestehen, der Name „Larve" alle späteren Entwickelungsstufen umfasst. Die Grenze beider Zustände lässt sich aber begreiflicherweise nicht genau angeben, da die Embryonalanlagen sich nicht gleichzeitig verändern, die einen den anderen vorauseilen; bestimmend war für mich daher die grosse Masse der Anlagen, namentlich des mittleren Keimblattes. Die hier zunächst zu betrachtende Embryonalzeit schliesst also ab, wenn der Schwanz als kurzes, am Ende abgerundetes Ruder hervorgewachsen ist (vgl. Fig. 38. 53); dies geschieht einige Zeit vor dem Ausschlüpfen aus dem Eie, welches übrigens an keine bestimmte Periode gebunden zu sein scheint. Die Larvenzeit wird durch ein sehr gutes Merkmal wiederum in zwei Abschnitte geschieden, nämlich durch den Beginn der Nahrungsaufnahme. Dieser Zeitpunkt gibt sich schon äuserlich zu erkennen durch die Ausbildung des durch die dünne Bauchwand deutlich durchschimmernden Darmkanals: sobald derselbe in seinem Verlaufe gleichmässig röhrig geworden ist und die ersten Windungen ausgeführt hat, beginnt die Nahrungsaufnahme. — Indem ich aber eine Embryonal- und zwei Larvenperioden aufstelle, will ich das so häufig in allgemeiner Bedeutung gebrauchte Beiwort „embryonal" nicht auf jene erste Periode beschränkt wissen; es bezeichnet eben meist lediglich den Gegensatz zur völlig entwickelten Form.

1. Die Leistungen des oberen Keimblattes.

Historische Uebersicht der bisherigen Untersuchungen.

Da die ersten Umbildungen des Sinnesblattes in Gemeinschaft mit denen des mittleren Keimblattes an der dorsalen Oberfläche des Eies ein bemerkenswerthes und vor allem Andern in die Augen fallendes Relief hervorrufen, so war dasselbe bereits der Gegenstand der Aufmerksamkeit jener älteren Forschung, welche über die äussere Erscheinung kaum hinaus ging, also von der Gliederung der Embryonalanlagen und der Betheiligung derselben an den einzelnen Vorgängen wenig wusste. Trotzdem verdienen die ältesten Beobachtungen über die Entwickelung des Centralnervensystems mehr Aufmerksamkeit als die ähnlichen Beschreibungen anderer Körpertheile, weil die betreffenden Anlagen auch

am unberührten Embryo offen daliegen, unmittelbar betrachtet werden können, und daher durch alle daran geknüpften Untersuchungen der Zusammenhang in der Entwickelung der richtigen Erkenntniss sich leichter verfolgen lässt als in andern verwandten Fragen, bei deren Lösung die Untersuchungsmethoden mehr auseinander gingen.

Von Prévost und Dumas stammt, soweit mir bekannt ist, die erste Beschreibung der Veränderungen an der Rückenseite des Embryo. Nachdem die Furchen vollständig geschwunden, sei immer noch die Narbe mit einer dunklen sie durchziehenden Linie sichtbar (Nr. 2 S. 113). Nach einem längeren Stillstande in der Entwickelung bildet sich um jene Linie eine elliptische Grenze, innerhalb deren die Oberfläche des Eies sich schildförmig erhebt. Dieser Schild nimmt nach einigen Stunden die Gestalt einer Lanzenspitze an, deren schmales Ende dem Schwanzende des künftigen Thieres entspricht, wo auch die dunkle Linie die Grenze des Schildes erreicht (S. 114). Darauf erscheint eine zweite Grenzlinie, welche, am Kopfende entspringend, die erste in gleichem Abstande umkreist; zwischen beiden Linien, also am Schildrande, entsteht ein äusserer Wulst, welcher hinten mit dem Schilde verwächst und in eine herzförmige Erhebung, die Anlage des Beckens, ausläuft. Unterdess hat sich der Schild abgeplattet und die ursprüngliche Linie (ligne, trait primitif — Primitifstreif), früher vertieft, wird erhaben und unterscheidet sich durch ihre helle Farbe von der Umgebung (S. 115). Nachdem die Wülste sich am Kopfe mehrfach ausgebuchtet, wachsen sie über dem Primitivstreife oder der Rückenmarksanlage zusammen und schliessen dieselbe in einen Kanal ein (S. 116). Als Erzeugnisse der Wülste werden genannt: Kopf, Becken und Rückenmarkshüllen (S. 117).

Auch v. Baer beschreibt einen Primitivstreif, welcher jedoch eine andere Bedeutung hat als derjenige von Prévost und Dumas. „Zuerst zwar sieht man nur eine mittlere Furche und kann von aussen wegen der Undurchsichtigkeit nicht erkennen, dass der Keim in dieser Furche verdickt ist. Allein der senkrechte Durchschnitt eines erhärteten Eies lässt die Verdickung wahrnehmen, und so stehe ich nicht an, auch im Frosch-Ei einen Primitivstreifen zu finden, der nur tiefer sich einsenkt als im Vogel. Innerhalb des Primitivstreifens bildet sich hier eine Wirbelsaite, die viel stärker ist, als in irgend einem andern Thiere und die man aus erhärteten Frosch-Embryonen früherer Zeit ausschälen und mit den Fingern fassen kann. Zu beiden Seiten des Primitivstreifens entwickeln sich die beiden Rückenwülste, zuerst mit ungemeiner Breite, dann aber

schmäler werdend, sich erhebend und hohe Kanten gewinnend, die, indem sie sich erheben, zugleich sich gegen einander neigen. Während des Schlusses löst sich die innere Schicht der Rückenwülste, und so hat man gleich nach vollendetem Schlusse eine Medullarröhre, die aus zwei Markplatten verwachsen ist. Noch vor erreichtem Schlusse sieht man im vordern Theile der Rückenröhre Erweiterungen als werdende Hirnzellen" (Nr. 8 Bd. II S. 285—286. vgl. auch Nr. 9 S. 223—225 und Nr. 15 S. 10). In jenen offenen Hirnzellen will v. Baer auch schon Unebenheiten der inneren Fläche gesehen haben, „welche zum Theil die beginnenden Ausstülpungen der drei Sinnesnerven sind" (Nr. 8 S. 287).

Rusconi erwähnt weder einen Schild, noch einen Primitivstreif; während die von ihm als After aufgefasste Oeffnung sich schliesst, „erheben sich zwei Wälle in der Nähe des Afters und dehnen sich, einer neben dem andern, bis über den Ort aus, wo die erste Querspalte*) war, von der nun nichts mehr zu sehen ist. Nach aussen von diesen beiden Wällen treten dann zwei andere auf, kleiner als die ersten, aber ausgezeichneter und mit bestimmteren Conturen: sie sind die beiden Hälften des Rückenmarks und Gehirns, welche sich unter den Häuten bilden: sie nähern sich einander nach und nach und vereinigen sich endlich, zuletzt die Theile desselben, welche dem Gehirn entsprechen, so dass, nach der Haut, das Rückenmark immer der Theil des Thieres ist, der sich zuerst bildet" (Nr. 16 S. 219). Früher hatte Rusconi die Wülste dahin gedeutet, dass sie die Anlagen des Centralnervensystems, seiner Hüllen, der Rückenmuskel und der Oberhaut enthalten (Nr. 6 S. 24). Ueber die Vereinigung der Wülste bemerkt er ebendaselbst, dass die bandartigen Hälften des Centralnervensystems, nachdem sie anfangs eine offene Rinne dargestellt, später zu einem Kanale verwachsen. In Betreff der Sinnesorgane wird nur die Entwickelung der Geruchsorgane mitgetheilt. Dieselben entständen als Vorsprünge des vordern Endes der Hirnanlage (Hemisphären); die Basis dieser Vorsprünge wird alsdann zusammengeschnürt, sodass sie zu Blasen werden, welche durch helle Stiele mit den Hemisphären zusammenhängen. Diese Blasen stülpen sich endlich nach ihrer Länge ein und bilden sich so zu den Nasenkanälen um (Nr. 6 S. 25. 26, Nr. 16 S. 219).

Baumgärtner beschreibt eine ganz flache ovale und hellgefärbte Erhabenheit, deren schmales Ende an die Rusconi'sche Oeffnung stösst, als erste

* Es ist darunter die Spalte zu verstehen, durch welche am obern Pole des Salamandereies die innere Höhle für eine kurze Zeit nach aussen münden soll (vgl. Nr. 16 S. 218).

sichtbare Veränderung des Rückens. Indem von jener Oeffnung her eine Rinne in der Axe jener Erhabenheit sich entwickelt, wird dieselbe in zwei flache Hügel getheilt, welche alsbald noch durch einen Wulst eingefasst werden. Im breiten Kopfende fliessen die beiderlei Erhabenheiten bogenförmig zusammen (No. 12 S. 30. 31). Der v. Baer'sche Primitivstreif sei nicht gleich anfangs, sondern erst später zwischen den inneren Wülsten sichtbar und wahrscheinlich ein schon gebildeter Theil, „gleichsam ein Kern" des Rückenmarks, an den sich die genannten Wülste anschliessen werden, während eine äussere sie von der Seite her bedeckende Lage (äussere Wülste) die Hüllen des Rückenmarks und Gehirns entwickeln (S. 32 – 34). Indem diese äussere Dotterschicht sich über den tieferen Theilen zusammenzieht, wird die Furche stetig enger und endlich ganz geschlossen (S. 36).

Wie Reichert sich die erste Anlage des Centralnervensystems dachte, wurde schon im vorigen Abschnitte erwähnt. „Die Centraltheile des Nervensystems bestehen also ursprünglich aus zwei membranartig abgesonderten Zellenschichten des Keimhügels, welche zu beiden Seiten der Chorda ausgebreitet daliegen. Im Verlaufe der Entwickelung ziehen sich diese Urhälften des Central-Nervensystems, an Dicke zunehmend, nach der Mittellinie des Embryo mehr und mehr zusammen. Es bildet sich so aus der membranartigen Anlage jederseits der Wirbelsaite eine sich allmählig stärker erhebende Wulst, welche die tiefer gelegene Mitte, gleich einem Walle, begrenzt. Die Wülste hat man irrthümlich für die Anlage des Wirbelsystems gehalten und sie daher die Rückenplatten genannt; die dazwischen liegende Tiefe die Rückenfurche. Letztere ist am Kopfende breiter als nach hinten, indem die Centralhälften des Nervensystems von der Stelle ab, wo das Gehirn sich ausbildet, mehr auseinander weichen, dann aber vorn in einem Bogen sich gegen die Mittellinie wenden und sich daselbst vereinigen. Auch nach hinten gehen sie, doch mehr unmittelbar in einander über, so wie dann auch in der Rückenfurche, über die Wirbelsaite hinweggehend, eine lockere feine Verbindungs-Membran zwischen ihnen bemerkbar ist" (No. 22 S. 13). Darauf verwüchsen sie mit ihren oberen äusseren Rändern, nachdem die unteren inneren sich schon früher vereinigt hätten. Sie bilden demnach eine Röhre, „welche nach dem Gehirn-Ende hin weiter wird, in ihrem Innern die abgeschlossenen Rudera der schwarzen Umhüllungshaut enthält, deren Seitenwände endlich stärker als die oberen und unteren Verbindungstheile sind und den eigentlichen Urhälften entsprechen".

(S. 17). Die Sinneswerkzeuge scheint Reichert für abgesonderte Theile des Hirns zu halten (S. 18).

Eine einfache Folgerung aus der schon bezeichneten Grundanschauung Vogt's über die Entwickelung des Batrachierembryo — dass es nämlich keine differenten morphologischen Anlagen, keine Keimblätter und Umbildungen derselben, sondern nur histiologische lokale Differenzirung gebe — ist die Behauptung jenes Forschers, dass die Rückenwülste „durchaus keine für sich bestehende Anlage eines besonderen Systemes sind, sondern eine indifferenzirte Zellenerhebung, welche erst durch spätere Metamorphosen in einzelne Gebilde sich spaltet" (No. 26 S. 33). „Erst bei der Schliessung der Rückenwülste liess sich in dem Rohre eine dünne innere getrennte Zellenschicht wahrnehmen, welche die Centralnervenorgane repräsentirte" (S. 66).

Cramer schliesst sich in Betreff der in Rede stehenden Bildungen theils Reichert, theils Vogt an, während Ecker die äusseren Erscheinungen ähnlich wie Rusconi und v. Baer beschreibt, namentlich mit Bezug auf den letzteren gewisse Hervorragungen innerhalb der Hirnanlage für die Anlagen der Sinnesorgane erklärt (No. 41 Taf. XXIII Fig. XVIII).

Remak hält die Wülste an der Rückenseite des Eies ausschliesslich für die Anlagen des Centralnervensystems (Medullarwülste), welche durch eine dünne, später sich verschmälernde oder ganz schwindende Verbindungshaut zusammenhängen (No. 40. S. 146. 147; vgl. auch Taf. XII Fig. 8). Wenn aber schon sehr frühzeitig der peripherische, aus zwei Zellenschichten bestehende Theil des oberen Keimblattes sich bis auf die Medullarwülste verfolgen und von denselben ablösen lasse, so dürfe diese Wahrnehmung nicht so gedeutet werden, „als wenn im Bereiche der Medullarplatte eine ursprüngliche Sonderung zwischen einer nervenbildenden Medullarplatte und einer indifferenten Fortsetzung des äusseren Keimblattes stattfände. Das äussere Keimblatt besteht, wie wir gesehen haben, vor der Erhebung der Medullarwülste überall aus zwei Zellenschichten, aus einer äusseren gefärbten und einer inneren weissen. Die Zellen der letzteren sind höher (cylindrisch) in dem Axentheile, welcher die Medullarplatte bilden soll, als in dem peripherischen, und zerfallen (durch fortschreitende Theilung) in die kleinen Zellen, welche die Hauptmasse der Medullarwülste zusammensetzen. Man kann also nur sagen, dass im Bereiche der Wülste eine zweite (sekundäre) Sonderung stattfindet, aus welcher eine zweiblättrige Bedeckung und die dicken Wülste hervorgehen, während im Bereiche der Verbindungshaut der ursprüngliche Gegensatz sich erhält. Ich bekenne,

dass ich den Zweck dieses abweichenden Verhaltens der Medullarwülste nicht einsehe. Wahrscheinlich ist dasselbe durch folgende Umstände bedingt. Während die Medullarwülste sich erheben und einander nähern, folgen ihnen die unter ihnen liegenden Erzeugnisse des mittleren Keimblattes behufs der Bildung des Wirbelrohrs. Und zwar drängen sie sich, wie es scheint, zwischen den ablösbaren zweiblättrigen Ueberzug der Medullarwülste und die letzteren selbst, so zwar, dass die obere Fläche der Wülste nicht zur innern, den Rückenmarkskanal begrenzenden wird, sondern zur äusseren Fläche des Medullarrohrs" (S. 149). „Oft genug unterbleibt an dem Hirn-Ende der Medullarwülste vor ihrer Verbindung zum Medullarrohr jede Sonderung in Abtheilungen, welche als Andeutungen von Hirnblasen betrachtet werden könnten. Die Wülste schliessen sich vielmehr rasch, von der Nackengegend beginnend und nach beiden Seiten fortschreitend, zu einem dickwandigen, am Kopfende angeschwollenen Cylinder, an welchem erst nach der Schliessung eine Abtheilung in Hirnblasen erfolgt. In der Regel zeigen sich jedoch im Bereiche des erweiterten Kopfendes der thal-artigen Medullarfurche jederseits zwei oder drei blatt- oder zungenförmige Vorsprünge oder Wülste", welche Remak eben für die Anfänge der Hirnblasen hält (S. 147). Von den Sinnesorganen sei das Auge eine Ausstülpung des Vorderhirns, das Ohr und die Nase Erzeugnisse des peripherischen Theils des Sinnesblattes (S. 150—152).

Stricker folgt in seinem ersten Aufsatze der Reichert'schen Lehre von den isolirten Organanlagen. Die von der Embryonalanlage (Keimhügel) abgesonderte „Nervenplatte" liegt dicht unter der Umhüllungshaut; entsprechend ihrer Axe sinkt sie zugleich mit ihrer Unterlage ein und bildet so eine Furche oder nach dem Ausdrucke Stricker's einen „Halbcanal". „Die Umhüllungshaut folgt anfangs dieser Lagenveränderung, wodurch es zur Bildung einer äusserlich sichtbaren Rinne, der primitiven Rinne der Autoren, kommt; im weiteren Verlaufe der Senkung entfernt sich aber der Boden des Nervenhalbcanals von dem Boden der primitiven Rinne; es entsteht zwischen ihnen ein Raum, der unten und an den Seiten von Nervenmasse, oben aber durch die Umhüllungshaut begrenzt ist. Die inneren oberen Ränder der Seitentheile der Nervenanlage nähern sich endlich bis zur Berührung; der Centralcanal wird geschlossen, ohne dass die Umhüllungshaut in denselben einbezogen würde. Eine während dieses Vorgangs zwischen Umhüllungshaut und Nervenplatte neu auftretende Zellenschicht bildet die innere Auskleidung des Centralcanals" (No. 45 S. 474). Nachdem Stricker die Keimblätter genauer studirt, erklärte er die

Anlage des Centralnervensystems für eine Verdickung des zweiten Keimblattes (Nervenblatt), welcher sich das erste Blatt (Umhüllungshaut) innig anschliesse (No. 55 S. 62). Die Verdickung ist am äussersten Vorderende der Anlage einfach; untersucht man von dort aus rückwärts, „so wird zunächst die verdickte Stelle des vereinigten zweiten und ersten Blattes in der Mitte verdünnt und dadurch die Anlage des Gehirns gleichsam zweilappig, indem zu beiden Seiten der Verdünnung je ein Wulst zu liegen kommt“ (S. 63).*

Eine ganz eigenthümliche, von allen früheren Darstellungen abweichende Lehre hat v. Bambecke vorgetragen. Die erste Andeutung der Entwickelung des Centralnervensystems bestehe in einer dreieckigen Einsenkung der Rückenfläche, deren Spitze vom Dotterpfropfe ausgeht und deren Basis gegen den oberen Pol gerichtet ist; an ihrem Grunde verlaufe ein feiner dunkler Strich, der Primitivstreif (No. 63 S. 30). Um diese Furche herum erhebe sich ein ovaler Schild, dessen Spitze mit derjenigen der Furche zusammenfalle, während ihr Vorderende den Umfang des Schildes nicht erreiche. Die Hälften des letzteren ziehen sich von den Seiten gegen die Furche wulstig zusammen, worauf dieselbe endlich ganz schwindet (S. 31. 32). An Querdurchschnitten glaubte v. Bambecke zu erkennen, dass der Schild wesentlich von einer Verdickung der Nervenschicht herrühre, während die Umhüllungshaut nur innerhalb der Furche verdickt, ihre einfache Zellenlage in eine mehrfache verwandelt erscheine. An den beiden Rändern dieser ihrer Verdickung und zugleich der Furche, rolle sich die Umhüllungshaut ein, worauf die dadurch entstandenen Wülste über den Boden der Furche weg sich einander nähern und endlich vereinigen; unterdessen bleibe die Nervenschicht passiv und gehe allmählich aus der Verdickung in die peripherischen Theile über (S. 34. 35). Erst nach dem völligen Schlusse der Furche beginne die Bildung des eigentlichen Nervenkanals, indem der verdickte Theil der Nervenschicht sich von der seitlichen Ausbreitung absondert, sich um die von der Umhüllungshaut gebildete Epithelialröhre aufwärts krümmt und letztere endlich von der übrigen Umhüllungshaut trennt (S. 36). Ueber die ersten Anlagen der Sinnesorgane erfährt man

* Die zugehörigen Abbildungen (No. 55 Taf. I Fig. 7. 8. 9. 15) sind durchaus naturgetreue Darstellungen von Querdurchnitten des Rückens, welche die früheren Angaben über das Verhalten der Umhüllungshaut und die Entstehung einer Auskleidung des Centralkanals durchaus entkräften. Da aber weder ihre Details, noch die vorangehenden und nachfolgenden Entwickelungsstufen der ganzen Bildung mit einem einzigen Worte berührt werden, so kann ich auf diese Abbildungen auch nicht näher eingehen, durfte aber desshalb jene älteren Angaben nicht unerwähnt lassen.

von v. Bambecke Folgendes. Die Augenanlagen erscheinen zuerst als solide Zellenmassen neben dem Hirne, über ihren Ursprung wird nichts angegeben; die Ohrbläschen entstehen aus dem Nervenblatte allein, das Geruchsorgan endlich in gleichem Masse aus dem letzteren und der Umhüllungshaut (S. 37—40).

Dönitz führt als Grund gegen die Annahme eines gemeinsamen Mutterbodens für das Centralnervensystem, die Sinnesorgane und die Oberhaut mit ihren Erzeugnissen an, dass die (schon ziemlich entwickelten) Anlagen des Rückenmarks von denjenigen der Oberhaut zuweilen deutlich geschieden erscheinen, während das Bild ihres Zusammenhangs durch die Präparation künstlich hervorgerufen werde (No. 67 S. 615). Auf frühere Zustände der genannten Anlagen kann Dönitz nicht eingehen, denn nach seiner „Auffassung" entsteht „das Centralnervensystem bei seiner anfänglich so geringen Ausdehnung wie mit einem Schlage aus den Bildungszellen" (S. 614). — Solchen blossen „Auffassungen" gegenüber halte ich mich zu einer näheren Widerlegung nicht verpflichtet.

Von einem oberen Keimblatte kann füglich erst die Rede sein, wenn alle Elemente, welche zur Bildung der beiden anderen Keimblätter bestimmt sind, aus der primären in die sekundäre Keimschicht übergewandert sind; dann wird jene erstere zum oberen Keimblatte. Dies geschieht ohngefähr in dem Stadium, welches die Figuren 31 und 32 auf Taf. II darstellen; denn die offenbar noch andauernde Verdünnung des genannten Blattes braucht nicht mehr durch eine fortgesetzte Auswanderung seiner Elemente erklärt zu werden, sondern hat ihren Grund darin, dass die letzteren nunmehr anfangen, nach einer bestimmten Gegend des Blattes sich zusammenzuziehen, sich dort anzuhäufen, wodurch natürlich die Mächtigkeit der übrigen Theile abnimmt.

Das obere Keimblatt besteht, wie bereits angeführt wurde, aus einer äusseren, festgefügten Lage prismatischer Zellen, welche an ihrer der Dotterhaut zugekehrten Seite das dunkle Pigment enthalten und den darunter befindlichen in zwei bis drei Lagen locker zusammenhängenden rundlichen Zellen (*Taf. III Fig. 55*). Ich habe gleichfalls schon erwähnt, dass jene äussere Lage an der Rusconi'schen Oeffnung mit dem Darmblatte kontinuirlich zusammenhängt, die tiefere Schicht dagegen in das mittlere Keimblatt umbiegt (*Taf. II Fig. 31 u. flg.*). Diese letztere, die G r u n d s c h i c h t (Nervenschicht aut.), führt

nur die Veränderungen im Keimblatte wesentlich herbei, während die äussere Lage oder die Deckschicht (Umhüllungshaut aut.) ihr entweder scheinbar passiv folgt oder von der Umbildung unberührt bleibt. Die Grundschicht ist in Folge der centrifugalen Zellenwanderung der primären Keimschicht über der Keimhöhle, also ohngefähr gegenüber der RUSCONI'schen Oeffnung am dünnsten, höchstens zwei Zellen hoch; von dort aus nimmt ihre Mächtigkeit bis zum Randwulste zu und zwar stärker an der Bauchseite, wo die Ausbreitung, also Verdünnung der Keimschichten langsamer vor sich geht als im Rückentheile. Dies erkennt man leicht an einem Mediandurchschnitte, während im Umkreise eines Querdurchschnittes die Abweichungen in der Dicke der primären Keimschicht nach Bauch und Rücken hin weniger auffallend erscheinen. Diese verhältnissmässig einfache Anordnung der primären Keimschicht oder nunmehr des oberen Keimblattes verändert sich aber sehr bald, wobei eine beträchtliche Anhäufung von Embryonalzellen in seinem Rückentheile, welche ganz offenbar von der Bauchseite herkommt, die Hauptrolle spielt. Um diese Umbildung nach ihren Ursachen darzustellen, muss ich auf die früheren Auseinandersetzungen über die Bildung der Keimblätter überhaupt zurückgreifen. — Ich habe darauf aufmerksam gemacht, wie alle fundamentalen Entwickelungsvorgänge des Eies nicht gleichmässig in ihrer ganzen Ausdehnung verlaufen, sondern schneller und energischer an dem Rücken- als am Bauchtheile. Den Anfang dazu macht die primäre Keimschicht und veranlasst dadurch dieselbe Ungleichmässigkeit in der sekundären Keimschicht, welche ja als ihre Fortsetzung betrachtet werden kann. Durch die überwiegende Ausbreitung beider Schichten in ihren dorsalen Theilen werden die letzteren anfangs etwas dünner als die ventralen und führen andererseits die einzig mögliche Flächenausdehnung der ganzen Schichten, nämlich für die primäre Keimschicht im Umkreise der dadurch gegen den Bauch verschobenen RUSCONI'schen Oeffnung, für die gürtelförmige sekundäre Keimschicht ausserdem noch an dem freien über die Keimhöhle vordringenden Rande, wesentlich allein aus, sodass die trägeren ventralen Zellenmassen zu einer Ausbreitung in derselben Richtung wie die dorsalen nicht mehr den gleichen Spielraum wie die letzteren übrig behalten (*Taf. II Fig. 33*). Da aber die Theilung der Embryonalzellen und damit das Auseinanderrücken derselben im Bauchtheile, d. h. im Bereiche der Dotterzellenmasse gleichfalls, wenn auch träger fortdauert, so wird diese Bewegung, soweit sie an der Flächenausdehnung der Keimschichten nicht Antheil nehmen kann, innerhalb der Schichten zum Ausdrucke kommen müssen. Wenn wir nun in der Folge die ventralen

Embryonalzellen an beiden Seiten der Darmhöhle in den Rückentheil einwandern sehen, so müssen wir annehmen, dass ihre Bewegung in dieser Richtung den geringsten Widerstand findet, ähnlich wie der dorsale Theil der sekundären Keimschicht aus dem Bereiche der Dotterzellenmasse heraus an die Decke der Keimhöhle vorrückte. Jene Bewegung der Embryonalzellen vom Bauche zum Rücken hin beginnt in der sekundären Schicht oder genauer dem mittleren Keimblatte, welches ja den ganzen ventralen Abschnitt von jener umfasst, und offenbart sich in mannigfaltigen Bildungen bis in die spätere Embryonalzeit hinein. Hier soll aber nur derjenigen fundamentalen Bildung Erwähnung geschehen, welche für die zeitlich sich unmittelbar daranschliessende, gleichartige Zellenanhäufung im Rückentheile des oberen Keimblattes von Bedeutung ist. Die bezeichnete Zellenansammlung im mittleren Keimblatte beginnt schon zur Zeit, wann die spaltförmige Darmhöhle eben sich zu erweitern anfängt, und erscheint zuerst in der hinteren Hälfte des Rückens als eine leichte mediane Verdickung, welche, aus der später sehr deutlich werdenden Bewegung zu schliessen, durch den Zusammenstoss der von beiden Seiten andrängenden Zellen entstand. Diese erste Bildung innerhalb der Keimblätter, der Axenstrang, verstreicht nach vorne hin unmerklich und verliert sich hinten ebenso in der im Randwulste enthaltenen Verdickung des mittleren Keimblattes; gegen das Darmblatt ragt er nicht vor, sondern erhebt sich mit einer stumpfen Kante über das Niveau des übrigen Blattes und drängt so gegen das obere Keimblatt an (*Taf. III Fig. 56. 57*). — Sobald der Axenstrang eben kenntlich geworden ist, beginnt auch die Zellenanhäufung in der Grundschicht des oberen Keimblattes. Unmittelbar über dem Axenstrange behält dieselbe ihre frühere Mächtigkeit; in dem Masse aber, als die Verdickung des Axenstranges sich gegen die Medianebene zusammenzieht, entwickelt sich jederseits von jenem medianen Theile der Grundschicht eine leichte aber breite Anschwellung derselben (*Taf. III Fig. 57. 58*). Dort, wo der Axenstrang sowohl im späteren Kopftheile als gegen die Rusconi'sche Oeffnung hin sich verliert, fliessen die beiden Anschwellungen in der Mitte zusammen; und zwar schliesst die unpaare Anschwellung vorne, eine Strecke weit vom früheren oberen Pole entfernt, unter merklicher Verbreiterung bogenförmig ab, hinten geht sie aber ungetheilt in den Randwulst über. Sobald endlich der Axenstrang sich als Anlage der Wirbelsaite von den lateralwärts abfallenden Seitentheilen oder den Segmentplatten (Urwirbelplatten aut.) gesondert hat, ragt die erstere ganz deutlich so weit gegen das obere Keimblatt vor, dass sie dasselbe in der Medianebene zu

verdünnen scheint, jedenfalls dessen seitliche Anschwellungen noch auseinanderhält. Es lässt sich alsdann nicht verkennen, dass der vom Axenstrange auf das obere Keimblatt ausgeübte Druck die Ursache für die ursprünglich bilaterale Anordnung der Anschwellung desselben in ihrem mittleren Abschnitte ist. Aus der folgenden Entwickelung ergibt sich aber, dass damit keine wirkliche Doppelanlage im oberen Keimblatte gegeben ist. Denn indem jene Seitentheile auf Kosten der übrigen Ausbreitung der Grundschicht deutlicher anschwellen, nimmt das sie über dem Axenstrange verbindende Mittelstück im Verhältniss zu jenen dünnen peripherischen Theilen an Mächtigkeit zu, offenbart sich also als zu der gesammten Anschwellung der Grundschicht gehörig (*Taf. III Fig. 62*). Und wenn man weiterhin beobachtet, wie die Seitentheile gegen die Medianebene zusammenrückend endlich über der Wirbelsaite unmittelbar zusammenstossen und bleibend vereinigt werden, so wird man sich der Auffassung nicht verschliessen, dass, sowie die Zellenbewegung im oberen Keimblatte derjenigen im mittleren entspricht, ihr Erfolg im Grunde genommen auch der gleiche ist, nämlich die Bildung einer medianen Verdickung im Rückentheile, deren Elemente aber von der Bauchseite schneller einwandern als der Axenstrang ihnen bis zur Medianebene vorzurücken gestattet und daher umgekehrt wie im Axenstrange sich in den Seitentheilen stärker ansammeln als in der Mitte. Die erste Umbildung des oberen Keimblattes erzeugt also im Rückentheile seiner Grundschicht eine ziemlich dicke, annähernd ovale und median gelegene Platte, deren Anschwellung nach unten gerichtet und in ihrem mittleren Theile durch den von unten vorragenden Axenstrang eingedrückt und dadurch in zwei seitliche Bäuche getheilt erscheint. Diese Anlage, welche in Gemeinschaft mit dem darüberliegenden noch unveränderten Theile der Deckschicht das ganze Centralnervensystem und die empfindenden Apparate der drei höheren Sinnesorgane zu bilden bestimmt ist, nenne ich die Axenplatte.*

Sobald die Embryonalzellen anfangen sich in der Axenplatte anzuhäufen und zusammenzudrängen, geht ihre indifferente rundliche Form in eine längliche über, deren Querdurchmesser in der Richtung der Bewegung liegt, sodass die Zellen also senkrecht zur Eioberfläche aufrecht stehen, und man annehmen kann, dass der Druck diese Form hervorbrachte (*Taf. III Fig. 57*

* Diesen Ausdruck braucht bereits Remak, aber für die ganze Rückenwand, soweit sie die „primitive Nahrungshöhle“ bedeckt (No. 40 S. 143).

u. flg.). Ausserhalb der Axenplatte wird die Grundschicht des oberen Keimblattes durch die andauernde Zellenauswanderung sehr bald auf eine einfache Zellenlage reducirt, deren Elemente bei der späteren Ausdehnung der ganzen Oberfläche des Embryo flach ausgezogen werden und endlich ähnlich wie die Deckschicht ein pflasterförmiges Gefüge bilden. Beide Schichten des oberen Keimblattes bieten ausserhalb der Axenplatte nur ein geringes Interesse: zu Ende der ersten Larvenperiode verschmelzen sie durch gegenseitige Ineinanderfügung ihrer Zellen zu einer Schicht, der Oberhaut des Thieres (*Taf. VIII Fig. 159—161, Taf. XXI Fig. 364. 365*). Ueber die Wimperbildung an der Deckschicht vgl. Remak Nr. 40 S. 153.

Während die Axenplatte sich von den Seiten zusammenzieht, ist eine stetige Abnahme des ganzen Querschnittes bemerkbar (*Taf. III Fig. 58. 62, Taf. IV Fig. 68*). Dies ist nur möglich, wenn die von den Seiten her durch Anlagerung wachsende Masse zugleich sich in der Längsrichtung vertheilt; und eine solche Längenzunahme der Axenplatte ist an den Mediandurchschnitten leicht zu ersehen (*Taf. II Fig. 33 u. flg.*). Da aber ihr vorderster Theil sich viel weniger zusammenzieht als die dahinterliegenden Abschnitte, so wird die ganze Platte während ihrer Flächenausdehnung birn- oder kolbenförmig, was in dem alsbald sich entwickelnden Relief der Rückenoberfläche seinen Ausdruck findet. Es lassen sich darauf drei Abschnitte der Axenplatte unterscheiden: das breite abgerundete Kopfende, der schmälere längliche Rumpftheil und der an die Rusconi'sche Oeffnung anstossende Schwanztheil, welche ich in der Beschreibung einzeln behandeln will.

Der Rumpftheil der Axenplatte.

Da sich aus diesem Theile (immer in Verbindung mit der zugehörigen Deckschicht) das Rückemark entwickelt, nenne ich seine beiden seitlichen Anschwellungen die Medullarplatten, welche aber nach der gegebenen Erklärung als von Anfang an zu einer einzigen Anlage verbunden zu betrachten sind, und nur aus praktischen Rücksichten als besondere Seitenhälften derselben oder der Axenplatte beschrieben werden sollen. — Während die Wirbelsaite die Medullarplatten nur mehr an ihrer Grenzscheide unterstützt, ruhen dieselben vorherrschend auf den Segmentplatten, welche anfangs ziemlich gleichmässig unter ihnen ausgebreitet sind. In dem Masse aber, als die Medullarplatten sich zusammenziehen, entwickeln sich die Segmentplatten gleichsam zu dicken Polstern, auf denen jene

ruhen (*Taf. III Fig. 62, Taf. IV Fig. 68. 75*). Diese an Mächtigkeit beständig zunehmende Unterlage ist offenbar die Ursache, dass die Medullarplatten nicht mehr wie früher die Anhäufung ihrer Zellen nur in abwärts gerichteten Bäuchen offenbaren, sondern über ihr früheres Niveau sich erheben und zu beiden Seiten der Medianebene je eine flache längliche Anschwellung der Eioberfläche erzeugen. Da aber die Wirbelsaite zu dieser Zeit nicht ebenso schnell in die Höhe wächst wie die Segmentplatten und durch einen innigen Zusammenhang mit dem über ihr befindlichen Theile der Axenplatte diesen von einer Erhebung über das frühere Niveau zurückhält, so entsteht zwischen jenen beiden seitlichen Erhebungen eine Einsenkung, die Rückenrinne. Sie ist das erste am unberührten Eie sichtbare Zeichen von der begonnenen Umbildung der Keimblätter, da die sie einfassenden Erhebungen eigentlich nur durch entsprechende Verfärbungen der Eioberfläche, welche aber nicht beständig sind, angedeutet werden (*Taf. III Fig. 39*). Die Rückenrinne zeigt sich zuerst im Schwanztheile, wo sie aus der Rusconi'schen Oeffnung auszugehen scheint* und entwickelt sich dann succesiv bis in den Kopftheil (*Taf. III Fig. 40—42*). Im Rumpfe besteht sie aber nicht lange. Solange die Segmentplatten vorherrschend in ihren medialen Rändern ansteigen und die Wirbelsaite sogar etwas überragen, erscheint der mittlere Theil der Axenplatte am stärksten eingezogen und die Rinne am tiefsten. Wenn aber darauf die Wirbelsaite und jene sie einfassenden Ränder an Höhe verlieren und in ein gleiches Niveau zurücksinken, wenn andererseits die Verdickungen der Medullarplatten von beiden Seiten zusammenfliessen und dadurch die von einer Seite zur andern wechselnde Mächtigkeit des Querschnitts ausgleichen, dann ist auch die Rückenrinne zugleich mit den Ursachen ihrer Bildung verschwunden (*Taf. IV Fig. 75*). Sie ist also weder eine besondere Anlage, noch als der Ausgangspunkt wichtiger Bildungen anzusehen, sondern bloss das äussere Merkmal eines vorübergehenden Zustandes der Axenplatte, während dessen die Verdickungen der Medullarplatten noch nicht zusammengeflossen sind. Den Vorzug einer besondern Benennung verdankt die Rückenrinne vor vielen ähnlichen vergänglichen Bildungen dem Umstande, dass sie die erste Entwickelungserscheinung an der sonst noch unveränderten Oberfläche des oberen Keimblattes ist.

---

* Ich werde in dem Abschnitte, welcher den Schwanztheil der Axenplatte besonders behandeln soll, nachweisen, dass die Rinne, welche aus der Rusconi'schen Oeffnung entspringend in die Rückenrinne übergeht, mit dieser letzteren genetisch nicht übereinstimmt

Während des Bestandes der Rückenrinne beginnt die Deckschicht des oberen Keimblattes mit den medialen Hälften der Medullarplatten zu verschmelzen. Beide Theile waren vorher nicht nur getrennt, sondern auch durch ihre Zellen unterschieden, welche in der Deckschicht annähernd kubisch, in den Medullarplatten länglich und gegen die Medianebene geneigt erschienen. Zur bezeichneten Zeit nehmen die Elemente der Deckschicht über den medialen Hälften der Medullarplatten die Form und Richtung der darunterliegenden Zellen an und schliessen sich ohne deutliche Grenzen den letztern an. Zwischen den so veränderten medialen und den lateralen Theilen der Deckschicht entsteht jederseits eine leichte Kerbe, welche zur Grenzscheide einer äusseren lateralen und einer inneren medialen Hälfte der Rückenmarksanlage der betreffenden Seite wird (*Taf. IV Fig. 67. 68*). Die weitere morphologische Umbildung dieser Hälften zu einer Rückenmarksröhre erfolgt unter ähnlichen Umständen wie die Entstehung der Axenplatte. In diesem letzteren Falle wanderte nur ein Theil der Zellen des oberen Keimblattes, nämlich bloss innerhalb der Grundschicht vom Bauche und den Seiten zum Rücken hinauf; weiterhin dehnen sich aber beide Schichten, welche im Anschlusse an die Rückenmarksanlage die Oberhautanlage darstellen, gemeinsam in derselben Richtung aus. Diese Bewegung offenbart sich dadurch, dass die an der Grenze von Rückenmarks- und Oberhautanlagen befindlichen Theile des obern Keimblattes sich über die ursprüngliche Fläche erheben und eine Falte bilden, welche sich nach innen gegen die Medianebene umrollt. Untersucht man die Einzelheiten dieses Vorgangs, so findet man wiederum, dass die Veränderungen des oberen Keimblattes keine durchaus selbstständigen sind, sondern mit den gleichzeitigen Umbildungen der Nachbartheile in innigstem Zusammenhange stehen. Solange die Aussenfläche des oberen Keimblattes beim Uebergange von der Rückenmarks- zur Oberhautanlage keine merkliche Unterbrechung ihrer gleichmässigen Krümmung erfuhr, war das untere Relief der Medullarplatten so geformt, dass die äussere Hälfte den ursprünglichen Bauch darstellte, die innere Hälfte, in Folge der Bildung der Rückenrinne, konkav gekrümmt war; damit stimmte die Form der Segmentplatten, deren medialer Rand höher als der laterale und deren Oberfläche nur leicht geschweift war (*Taf. IV Fig. 68*). In der Folge gleicht sich jedoch jenes Relief der Medullarplatten aus, ihre untere Fläche wird eben, die Rinne verschwindet; dies ist natürlich nur möglich, wenn zugleich der vorragende mediale Rand der Segmentplatten bis zur Höhe der Wirbelsaite einsinkt. Dafür erhebt sich der laterale Rand jener Platte und fällt steiler nach aussen gegen

die übrige Ausbreitung des mittleren Keimblattes ab. Dadurch muss die frühere Gleichmässigkeit der Oberfläche des Rückens gestört werden, und da der zuletzt genannte Rand der Grenze zwischen Rückenmarks- und Oberhautanlage entspricht, so entsteht jederseits aus der lateralen Hälfte der ersteren und der daranstossenden Oberhaut ein flacher Wulst – der Rückenwulst, welcher medianwärts durch die oben bezeichnete Kerbe sehr deutlich, lateralwärts aber durch eine leichte und breite Einsenkung der Oberfläche weniger bestimmt abgegrenzt wird (*Taf. III Fig. 40 — 42, Taf. IV Fig. 75*). Indem sich die Rückenwülste erheben, entsteht zwischen ihnen eine flache Vertiefung — die **Medullarfurche**, deren Boden also aus den innern Hälften der Rückenmarksanlage besteht, während die äussern lateralen Hälften, indem ihre Konvexität von der untern nunmehr flachen Seite an die Oberfläche überging, die seitliche Einfassung bilden. — Die weitere Entwickelung der genannten Rückentheile, soweit sie sich äusserlich kundgibt, lässt sich nun dahin zusammenfassen, dass die Wülste höher, schmäler und steiler werden und von beiden Seiten näher zusammenrücken, wodurch die Medullarfurche tiefer und enger wird. Wenn aber die Beobachtung des unberührten Eies in dieser Veränderung nur eine Wachsthumsbewegung erblicken durfte, so lehrt die Untersuchung der Durchschnitte, dass jene äussere Veränderung auf einer ziemlich umfassenden Umbildung aller schon genannten Anlagen des oberen wie des mittleren Keimblattes beruht. Betrachten wir zunächst die Rückenwülste. Solange sie ganz flach sind, haben sie eine nach oben und aussen gewandte konvexe Oberfläche, welche in ihrem grösseren medialen Theile der Rückenmarksanlage angehört, während die Oberhautanlage nur zum geringeren Theile in die Konvexität hineingezogen ist; man kann daher unter solchen Umständen die Rückenwülste allerdings im wesentlichen als Theile der Rückenmarksanlage bezeichnen. Dies ändert sich jedoch alsbald. Die Oberhautanlage drängt offenbar medianwärts und da sie die Rückenmarksanlage, mit deren äusserem Rande sie zusammenhängt, nicht vor sich her schieben kann, so wälzt sie deren laterale Hälfte medianwärts um, sodass die ganze Rückenmarksanlage gleichsam gebrochen wird, jederseits an der freien Fläche statt einer Kerbe einen Winkel, an der untern Seite aber eine entsprechende Kante erhält (*Taf. V Fig. 83. 84*). Indem aber auf diese Weise die laterale Hälfte der Rückenmarksanlage ihre obere Fläche medianwärts, ihre untere Fläche von jener Kante an lateralwärts wendet, legt sich der aufwärts in den Rückenwulst vorgerückte Streifen der Oberhaut an die zuletzt genannte Fläche an und bildet so mit den Seitentheilen der Rückenmarksanlage eine wirkliche

geschlossene Falte, welche daher als Rückenwulst median- und lateralwärts zwei verschiedene Anlagen in ohngefähr gleicher Ausdehnung enthält, sich also von der früheren Entwickelungsstufe des Rückenwulstes erheblich unterscheidet und durchaus nicht einen blossen Fortschritt im Wachsthum derselben vorstellt. Bei diesen Umwandlungen bleiben aber die übrigen Rückenanlagen nicht unthätig. Die medialen Hälften der Medullarplatten werden von den lateralen in die Höhe gehoben, während sie medianwärts an der Wirbelsaite haften bleiben, sodass die beiderseitigen Platten in der Medianebene, wo früher die Rückenrinne lag, mit einander einen Winkel bilden. Entsprechend allen diesen Bewegungen des oberen Keimblattes haben sich auch die Segmentplatten merklich verändert. Ihr lateraler Rand hat sich successiv auf- und medianwärts verschoben, sodass die Platte nicht mehr einen länglich viereckigen, sondern einen ohngefähr dreiecki- Querdurschnitt zeigt, dessen innere dachähnlich abfallende Fläche der medialen Hälfte der Medullarplatte zur Unterlage dient. Ob die gleichzeitige Höhenabnahme des medialen Randes der Segmentplatte und der Wirbelsaite bloss eine relative sei oder auch thatsächlich stattfinde, habe ich nicht entscheiden können, da jene Grössen bei den verschiedenen Embryonen sehr schwanken.— Fasst man nun die Gestalt der ganzen Rückenmarksanlage ins Auge, so kann man sie als eine trogartige Bildung bezeichnen, welche aus zwei aufrechten Seitenwänden und einem Boden besteht, dessen symmetrische Hälften nicht in einer Ebene liegen, sondern zur Mittellinie abfallend dort unter einem Winkel zusammenstossen. Jene Seitenwände oder die Rückenwülste neigen sich nun mit ihren oberen Rändern allmählich zur Medianebene also gegen einander, und endlich berühren sich dieselben und verwachsen mit einander, sodass dadurch die trogähnliche Bildung sich in eine Röhre umwandelt (*Taf. V Fig. 87. 93*). Dieser Vorgang ist nur eine unmittelbare Fortsetzung der einmal begonnenen Umwälzung der lateralen Hälften der Rückenmarksanlagen; bei diesem letzten Abschnitte der Bewegung sind aber nur die Rückenwülste selbst thätig, während die übrigen Anlagen keinen Antheil daran erkennen lassen. Sowie die Wülste zusammengestossen sind, zeigt die Rückenmarksanlage in ihrem Durchschnitte eine etwas eckige Herzform und umschliesst einen im Querschnitte rautenförmigen Kanal, den unteren Raum der früheren Medullarfurche, welcher zum Centralkanal des Rückenmarks wird. Eine besondere Aufmerksamkeit verdienen während der zuletzt beschriebenen Entwickelung die histiologischen Verhältnisse der Rückenmarksanlage. Die Eintheilung in eine mediale und eine laterale Hälfte, welche sich morphologisch sehr deutlich kund giebt, wurde zuerst

durch eine histiologische Verschiedenheit der Theile angebahnt: in der medialen Hälfte verschmolz die Deckschicht mit der Medullarplatte mehr oder weniger vollständig, sodass nur die stärkere Pigmentirung als Merkmal der früher gesonderten obersten Zellenlage zurückblieb; in der lateralen Hälfte blieb die ursprüngliche Sonderung bis zum Schluss der Medullarfurche bestehen, sodass ich in der Beschreibung immerhin einen Unterschied zwischen der ganzen Rückenmarksanlage und der Medullarplatte machen musste. Wenn also die Wülste zusammentreffen, so berühren sich zunächst nur die noch unveränderten Streifen der Deckschicht, welche die früher lateralen Hälften der Medullarplatten überziehen und von dort in der gleichen Zusammensetzung in die Oberhautanlage übergehen. Erst wenn die Verschmelzung der sich berührenden Flächen beginnt, assimilirt sich die Deckschicht auch im oberen Theile des Rückenmarks der übrigen Masse, sodass also ein verhältnissmässig nicht unbedeutender Theil der Deckschicht mitten unter die Elemente der Grundschicht, welche anfangs allein Medullarplatte hiess, geräth, während für die übrige Ausbreitung der zur Rückenmarksanlage gehörigen Deckschicht nur noch das Pigment in der Wand des Centralkanals die frühe Selbstständigkeit andeutet. Diese Thatsachen bezeugen hinlänglich die früher hervorgehobene Gleichartigkeit beider Schichten des oberen Keimblattes in Bezug auf die Anlage des Centralnervensystems. — Durch die beschriebene Umwälzung der Rückenwülste sind die beiderseitigen Ränder der Oberhautanlage, durch welche dieselbe in die Rückenmarksanlage übergeht, über der letzteren einander sehr nahe gerückt; sobald nun die Berührung der beiden Rückenwülste über dem Centralkanale in Verschmelzung übergegangen ist, so vereinigen sich auch jene Ränder und trennen sich alsdann von dem Rückenmarke, sodass die Oberhautanlage über dem letzteren eine kontinuirliche Haut bildet, welche nur noch einige Zeit über der Rückenmarksnaht eingezogen erscheint und damit die bilaterale Anlage der oberflächlichen Bildungen des Rückens andeutet (*Taf. V Fig. 93 u. flg.*). — Das selbstständig gewordene Rückenmark ruht mit seiner unteren sich abwärts verschmächtigenden Hälfte zwischen den entsprechend gebildeten Segmentplatten, während der obere Theil zunächst nur von der Oberhaut bedeckt wird. Bald verliert der Querschnitt des Centralkanals seine rautenförmige Gestalt und wird aufrecht länglich, bisquitförmig; dann rundet sich auch die äussere, anfangs eckige Oberfläche des Rückenmarks, dessen Umriss im Querdurchschnitte oval wird (*Taf. VI Fig. 114. 115, Taf. VII Fig. 136 — 139.*) Die obere und die untere Wand des Centralkanals werden dabei schmal und dünn,

während die Masse der Embryonalzellen sich in den Seitentheilen anhäuft. Auf diese Weise erscheint die fertige Rückenmarksröhre aus zwei senkrechten dicken Platten zusammengesetzt, welche oben und unten in die dünnen und schmalen Verbindungsstücke umbiegen, zeigt also eine ähnliche bilaterale Anordnung der Elemente wie ihre erste Anlage.

Der Kopftheil der Axenplatte.

Im allgemeinen hat die Axenplatte auch im Kopftheile die gleiche Anlage und Entwickelung wie im Rumpfe, und die einzige wesentliche Besonderheit des Kopftheils liegt in dem vorderen Abschlusse der Axenplatte. Sobald nur dieser Kopftheil erkennbar wird, sind bereits die seitlichen Verdickungen der Axenplatte am vordersten Ende in einem Bogen zusammengeflossen; am Kopfende erfolgt also offenbar die beschriebene Zellenverschiebung des oberen Keimblattes nicht bloss von beiden Seiten sondern auch vorne, sodass die peripherische Verdickung der Axenplatte gleich anfangs nicht einfach bilateral, sondern halbkreisförmig erscheint, wodurch eben die Platte ihren vorderen Abschluss gewinnt. Dies lässt sich aus Quer- und Mediandurchschnitten leicht nachweisen; und namentlich an den letzteren deutet der Durchschnitt der queren, vorderen Verbindung der lateralen Verdickungen die Axenplatte zuerst ganz allein an (*Taf. II Fig. 33. 34, Taf. III Fig. 59*). Schon aus dieser ersten Anlage des Kopftheils der Axenplatte erhellt, dass er der Länge nach aus verschieden gebildeten Abschnitten besteht, deren Unterschiede später noch stärker hervortreten. Desshalb empfiehlt sich für die Betrachtung der Entwickelung dieser Anlagen die systematische Anordnung, dass man von einem Stadium zum andern fortschreitend, die betreffenden Querdurchschnitte in ihrer Reihenfolge durchmustert und zwar von dem schon bekannten Rumpftheile ausgehend alle Bildungsübergänge bis zum vordersten Ende der Anlage verfolgt.*

Erste Entwickelungsstufe. Aeusserlich ist an der kugeligen Rückenfläche des Eies noch keine Gestaltveränderung zu sehen; bisweilen ist die bereits vorhandene Axenplatte durch eine hellere Färbung der Oberfläche angedeutet, und wenn dieselbe auch nicht bestimmt begrenzt ist, so lässt sich doch meist

---

* Die Abbildungen geben selbstverständlich nur je eine Auswahl aller Schnitte, in die ein Embryo zerlegt wurde, und da nicht bloss auf eine, sondern auf alle Organanlagen zugleich Rücksicht genommen werden musste, so habe ich um so mehr gestrebt, nur die allernothwendigsten zusammenzustellen.

ein Oval erkennen, dessen Spitze an die RUSCONI'sche Oeffnung stösst. In Uebereinstimmung mit diesem äusseren Befunde lehren die Querdurchschnitte, dass die Axenplatte in dem mittleren Abschnitte ihrer Länge nicht schmäler ist, als in dem vorderen Theile, dass also Rumpf- und Kopftheil noch vollkommen ungeschieden in einander übergehen und die Bedeutung des letzteren sich wesentlich darauf beschränkt, dass er, wie schon angedeutet wurde, den vorderen Abschluss der Axenplatte bildet, indem ihre seitlichen Verdickungen dort bogenförmig in einander übergehen.

Zweite Entwickelungsstufe (*Taf. III Fig. 59—62*). Das helle Oval hat sich in der Mitte etwas zusammengezogen, ist annähernd birnförmig geworden; das breite runde Ende (Kopftheil der Axenplatte) scheint sich schildförmig über sein früheres Niveau erhoben zu haben, obgleich es beim Mangel eines deutlich abfallenden Randes schwer zu konstatiren ist. Die innere Untersuchung stellt zunächst fest, dass, wenn der Kopftheil der Axenplatte auch vielleicht etwas später entsteht, als die andern Theile, er sie dennoch in seiner Entwickelung durch die grössere Energie der zu Grunde liegenden Zellenbewegung überflügelt. Er wird mächtiger und breiter als der Rumpftheil und koncentrirt sich immer mehr durch die Zusammenziehung der Elemente von einem beinahe kreisförmigen Umfange gegen einen gemeinsamen Mittelpunkt, während in der übrigen Axenplatte die von zwei Seiten angehäuften Zellen den nachrückenden nach vorn und hinten ausweichen, wodurch der Rumpftheil schon sehr frühe sich streckt und schmächtig wird. Doch bietet das Relief an der unteren Fläche beider Abschnitte noch weitere Unterschiede dar. Im Rumpftheile sind die seitlichen Anschwellungen soweit zusammengerückt, dass sie als zwei mit ihren Rändern unmittelbar zusammenhängende Bäuche (Medullarplatten) erscheinen. Im Kopftheile, welcher sich viel langsamer und in geringerem Masse zusammenzieht, bleiben die seitlichen Anschwellungen mehr auf den Rand der Axenplatte beschränkt, während ein nach Breite und Dicke ansehnliches, nach unten konkav gebogenes Mittelstück die ursprüngliche Einheit der ganzen Platte gegenüber ihrer Entwickelung aus scheinbar getrennten Seitenhälften im Rumpftheile hervorhebt. Aber auch im Kopftheile selbst lassen sich zunächst zwei aufeinanderfolgende Abschnitte unterscheiden. In der hintern Hälfte ist die Axenplatte im Anschlusse an den Rumpftheil weniger mächtig, und ihre Unterlage, Wirbelsaite und Segmentplatten, stimmt wesentlich mit derjenigen des Rumpftheils überein; an der unteren Fläche der Axenplatte erscheint die Randanschwellung durch eine leichte Kerbe von dem Mittelstücke abgesetzt. Beim

Uebergange in den vordern Abschnitt des Kopftheils verliert sich die Wirbelsaite und vom mittleren Keimblatte bleibt nur eine einfache dünne Zellenlage zurück, wogegen die Axenplatte daselbst ihre grösste Mächtigkeit erreicht und dieselbe bei der gleichen Unterlage bis zum vordersten Ende behält, wo sie bogenförmig abschliesst und in die übrige dünne Ausbreitung des oberen Keimblattes übergeht. — Untersucht man aufmerksam den äusseren Saum des Kopftheils der Axenplatte, so entdeckt man darin eine feine Spalte, welche von der unteren Fläche her zwischen der eigentlichen Anschwellung und dem zugeschärften Rande allmählich aufwärts vordringend rund um den ganzen Kopftheil einen dreikantig prismatischen Streifen von der übrigen Axenplatte ablöst, sodass nur eine dünne Verbindung beider Theile an der Oberseite übrig bleibt. Ich nenne jenen Streifen nach den daraus hervorgehenden Organen Sinnesplatte; das von ihm in mehr als einem halben Kreise umschlossene Centrum der Axenplatte ist dagegen die Anlage des Hirns, — Hirnplatte. Diese Sonderung beginnt an beiden Seiten des Kopftheils der Axenplatte und erscheint am vordersten Ende erst auf der folgenden Entwickelungsstufe; beim Uebergange in den Rumpftheil wird die Sinnesplatte, indem die Spalte sich verliert, in die ungetheilte Medullarplatte aufgenommen. Die Anlage des Rückenmarks setzt sich also ursprünglich nur mit ihrem mittleren Theile in die Hirnanlage fort, wogegen ihre seitlichen Theile in die Anlagen der drei sogenannten höheren Sinnesorgane auslaufen. Auf derselben Entwickelungsstufe bildet sich jederseits an der Oberfläche der Hirnplatte und dicht an ihrem äussern Rande eine Kerbe, welche gleichwie in der Rückenmarksanlage die Bedeutung hat, dass nach aussen von ihr der Wulst sich erheben wird, in welchem die äusseren Theile der Platte sich nach oben und innen umwälzen sollen, um die Hirnhöhlen zu bilden. Diese Kerbe ist zuerst nur auf einen kleinen Theil des seitlichen Randes beschränkt, welcher zum Ausgangspunkte der ganzen bezeichneten Bildung wird; daher senkt sich auch die Deckschicht, welche wie in der ganzen übrigen Axenplatte, so auch im Kopftheile derselben von der Grundschicht noch gesondert ist, in jene Kerbe noch nicht ein, sondern überdeckt sie brückenartig. Bis zur nächsten Entwickelungsstufe sind aber an der bezeichneten Stelle beide Schichten zu einer Furche eingesunken, welche sich vorwärts rund um den Kopftheil und rückwärts auf den Rumpftheil fortsetzt. Der Ursprung dieser Furche am Kopftheile ist ein weiteres Zeichen, dass die Entwickelung dort schneller fortschreitet als im Rumpftheile. Endlich bemerke ich noch, dass die Zellen der Grundschicht im Kopftheile ebenso wie es früher

vom Rumpftheile bemerkt wurde, sich strecken und aufrecht stellen, sobald ihre Anhäufung einen gewissen Grad erreicht hat.

Dritte Entwickelungsstufe (*Taf. III Fig. 41, Taf. IV Fig. 63—66*). Der Embryo hat noch immer seine kugelige Gestalt, die Rückenseite eine halbkreisförmige Axe. An der Oberfläche verläuft in der Mittellinie die Rückenrinne; jederseits in einem gewissen Abstande davon erheben sich die inneren Ränder der noch flachen Rückenwülste, welche von hinten ein wenig divergirend gegen den Kopftheil verlaufen, aber dort angelangt stärker zur Seite ausweichen, um sich am Vorderende in einem gefälligen Bogen zu vereinigen. Um die unter diesem einfachen äusseren Bilde verborgenen mannigfaltigen Abweichungen der gleichsinnigen Anlagen in den verschiedenen Abschnitten aufzudecken, ist ein methodisches Studium der Querdurchschnitte durchaus nothwendig. Hinsichtlich der allgemeinen Verhältnisse findet man zunächst, dass die Deckschicht sich der Hirnplatte innerhalb der Wülste in derselben Weise anpasst, an den Wülsten selbst aber noch gesondert bleibt, wie ich es am Rumpftheile beschrieb. Auch die Rückenrinne, welche vom Rumpfe her in den Kopftheil eindringt, entsteht dort unter den gleichen Umständen, wie in der Rückenmarksanlage, bisweilen wird die Hirnplatte in ihrem hinteren Abschnitte unter der Rinne kielartig abwärts gezogen, wobei ihr inniger Zusammenhang mit der Wirbelsaite sich deutlich kundgibt. In der Mitte des Kopftheils dagegen, wo die Wirbelsaite aus der bereit liegenden Zellenmasse sich noch nicht differenzirt hat, hört auch die Rinne auf, während sie später an derselben Stelle von der sich weiter vorwärts entwickelnden Wirbelsaite hervorgerufen wird. Alle diese Beobachtungen halte ich für geeignet, die von mir gegebene Erklärung über die Bildung der Rückenrinne wesentlich zu unterstützen. — Ich wende mich nun zu den wichtigeren Umbildungen der Hirn- und der Sinnesplatte, welche sich im ganzen Umfange des Kopftheils der Axenplatte geschieden haben. Geht die Untersuchung in der angegebenen Weise von den bekannten Querdurchschnitten des Rumpftheils aus, so ist es leicht die Stelle zu finden, wo die Medullarplatten sich in Hirn- und Sinnesplatte spalten; die letztere begreift nur so viel vom lateralen Theile der ganzen Axenplatte, dass die Hirnplatte jederseits noch etwas in den Wulst hineinreicht. Die äussere, der Deckschicht zugekehrte Fläche der Sinnesplatte hat sich — wie es scheint, unter theilweiser Auswanderung der Elemente in die Hirnplatte — vertieft und von jener Schicht etwas entfernt; die Sinnesplatte macht dadurch den Eindruck, als wäre sie bloss ein etwas verdickter und nach innen eingedrückter Theil der zur Oberhaut-

anlage gehörigen Grundschicht, während sie genetisch durchaus zur Axenplatte gehört. Diese Verwandtschaft zeigt sich auch in den Zellen, welche in der Sinnesplatte sich ebenso wie in der Anlage des Centralnervensystems ordnen, nämlich länglich werden und sich aufrecht stellen. Wenn aber die Sinnesplatte einige Zeit nach ihrer Entstehung an die Hirnplatte angeschmiegt blieb, so hat sie sich nunmehr in der hintern Hälfte des Kopftheils von derselben entfernt. Dies geschieht auf die Weise, dass die Hirnplatte sich von der Seite zur Mitte zusammenzieht, die Sinnesplatte in der genannten Region ihr aber nicht folgt, sondern an der frühern Stelle liegen bleibt, wobei das Verbindungsstück zwischen beiden Platten sich ausdehnt. Indem sich aber der untere Bauch der Hirnplatte von der Sinnesplatte zurückzieht, wird die Spalte, die früher ihre Trennung bewirkte, weit geöffnet, und in dem Masse, als dies geschieht, wird der neu entstehende Raum mit einer Neubildung des mittleren Keimblattes, nämlich mit den äusseren Segmenten des Kopfes angefüllt, welche zwischen der Hirn-, Sinnes- und Segmentplatte eingeschlossen einen beiläufig dreieckigen Durchschnitt zeigen. — In der vordern Hälfte des Kopftheils ist die Sinnesplatte über die äusseren Segmente hinweg der sich zusammenziehenden Hirnplatte nachgerückt und bleibt an den oberen sich aufwärts krümmenden Rand derselben dicht angedrückt. In diesem ganzen vorderen Theile ist die Hirnplatte dicker als gegen den Rumpftheil hin und im Ganzen noch konvex nach oben, an der unteren Fläche aber konkav gekrümmt, was durch die leistenartig entwickelten seitlichen Verdickungen noch stärker ausgeprägt erscheint. Wie schon früher steht die Dicke der Hirnplatte im umgekehrten Verhältnisse zur Mächtigkeit ihrer Unterlage, daher die letztere im vorderen Abschnitte des Kopftheils zu einer einfachen Zellenlage wird. Ebenso besteht das früher beschriebene Relief der unteren Fläche noch einige Zeit fort, und die beiden Furchen an der Oberfläche bleiben dort am tiefsten, wo sie zuerst entstanden, nämlich an den Seiten des runden Kopftheils.

Vierte Entwickelungsstufe (*Taf. II Fig. 35, Taf. III Fig. 42. 50, Taf. IV Fig. 71—75*). Der bisher noch kugelige Embryo wird während der weiteren Ausbildung der Medullarfurche länglich ausgezogen; indem die Rückenseite sich abflacht, ihre Axe sich einer geraden Linie nähert und der Querschnitt des ganzen Körpers merklich abnimmt, wird die aus der Kugelform herausgedrängte Masse an die Enden der Rückenseite, d. h. gegen das Kopf- und das Schwanzende des embryonalen Körpers verschoben. Bei äusserlicher Untersuchung entzieht sich jedoch eine Thatsache der Erkenntniss, welche für die Aufklärung der

Ursachen jener Gestaltveränderung von Bedeutung ist; ich meine die Knickung der Rückenaxe in der Mitte des Kopftheils. Sieht man sich die von den Wülsten umschriebene Rückenbildung am unberührten Eie an, so bildet sowohl die höchste Erhebung, so zu sagen der Grat der Wülste, welcher in der Seitenansicht den Kontur des Rückens beschreibt, als auch der ganze äussere Abhang der Wülste, dessen Fuss dem Boden der Cerebromedullarfurche oder der ursprünglichen eigentlichen Rückenfläche zu entsprechen scheint, eine ununterbrochene, gleichmässige Krümmung, welche allmählich in ihrer ganzen Ausdehnung flacher wird. So kommt man zur Ansicht, als strecke sich die ganze ursprünglich krumme Axe allmählich zu einer geraden aus; dagegen weist aber der mediane Durchschnitt eine beinahe rechtwinklige Knickung derselben im vordern Theile auf. Die Auflösung dieses Widerspruches geben die Querdurchschnitte. Behält man den Grat der Wülste im Auge, so überzeugt man sich, dass der Abstand desselben vom Boden der Cerebromedullarfurche, also die Tiefe der letzteren je nach der Körperregion wechselt, wie es sich aus einem Vergleiche der eben bezeichneten Abbildungen klar ergibt*. Am Schwanzende ist die Tiefe der Medullarfurche gering; in der Mitte des Rückens und beim Uebergange in den Kopftheil nimmt sie merklich zu, indem die Rückenwülste in dem Masse als die ursprüngliche Rückenfläche einsank, sich heben. Bis zur Mitte des Kopfes flacht sich die Medullarfurche wieder ab, indem die Hirnplatte an der Knickungsstelle gewissermassen hervorgedrängt, die Erhebung und Umwälzung der Wülste zurückgehalten wird. In der vorderen Kopfhälfte erheben sich die Wülste wieder bis zu ihrer vorderen bogenförmigen Vereinigung, wo ihre Umwälzung zugleich am stärksten ausgebildet, der Grund der umschlossenen Einsenkung am meisten in die Tiefe gedrückt ist. Jener hervortretende mittlere Theil der Hirnplatte verdeckt aber den Eingang zu der davor und darunter entstandenen Tasche und lässt die Richtung und Ausdehnung derselben, mithin die starke Umbiegung der Hirnplatte leicht übersehen. Da nun die Rückenwand des Embryo während der bisher geschilderten Entwickelung in ihrem Dickendurchmesser sich nicht wesentlich verändert, also ihre Axe sich der Oberfläche analog verhält, so kann man an dem medianen

* Ich mache darauf aufmerksam, dass die Querdurchschnitte dieser und der folgenden Entwickelungsstufe (Taf. V Fig. 81 — 84) noch durchweg, also auch in der vordersten Kopfregion, senkrecht zur ursprünglichen Rückenfläche, d. h. zum Mittelpunkte des embryonalen Körpers radial konvergirend ausgeführt worden sind, während in den weiteren Schnittreihen die Schnittrichtungen einander alle parallel und senkrecht auf der Hauptaxe, daher aber in der vordersten Kopfabtheilung dem rechtwinklig abgebogenen Axenabschnitte parallel stehen

Umrisse der letzteren die Umbildung der ursprünglichen halbkreisförmigen Rückenaxe verfolgen. Wenn diese Bogenlinie in zwei gesonderten Abschnitten sich gerade streckt, d. h. mit den betreffenden Sehnen zusammenfällt, so müssen diese beiden geraden Linien unter einem Winkel zusammenstossen, die ganze ursprüngliche Linie ein Knie bilden. Wenn aber der hintere, bedeutend längere Schenkel weiterhin als die eigentliche Rücken- und Körperaxe gilt, so darf dabei nicht vergessen werden, dass der kurze vordere Abschnitt nicht nachträglich von einer bereits geraden Linie abgebogen wurde, sondern beide Theile gleichzeitig und von einander unabhängig entstanden, und ihr späteres Verhältniss zu einander aus der ursprünglichen Bildung der sie gemeinsam umfassenden Linie hervorging.

Es bleibt jetzt noch übrig, an der Reihe der Querdurchschnitte auf einige Einzelheiten aufmerksam zu machen. Ich habe am Rumpftheile gezeigt, dass die lateralen Hälften der Medullarplatten längs der Kerben der Deckschicht zur Umwälzung nach oben abgebogen werden; in der Kopfregion, wo jener Seitentheil der Hirnanlage durch die Ablösung der Sinnesplatte merklich verschmälert wird, geschieht die Abbiegung gleichsam nach innen von der ursprünglichen Kerbe, indem die letztere sich medianwärts zu einer breitern Bucht erweitert, und so dem sich erhebenden Seitentheile eine grössere Masse zutheilt. Indem nun diese Seitentheile der Hirnplatte aufwärts gekrümmt werden und zugleich die mit ihrem Rande zusammenhängenden Theile des obern Keimblattes sich steiler erheben, bilden sich dem entsprechend die Wülste aus, welche aber nicht wie im Rumpftheile bloss eine Falte des obern Keimblattes darstellen, sondern in ihrem Innern noch die vom mittleren Keimblatte abstammenden äusseren Segmente enthalten. Es wird aber hieraus ersichtlich, wie die Wülste am Kopftheile noch viel weniger als im Rumpfe bestimmte, auf ein Organ oder auch selbst ein Organsystem beschränkte Anlagen darstellen; und andererseits enthalten sie keine Organanlage, weder die Hirn- noch die Sinnesplatte oder die äusseren Segmente vollständig. Mit anderen Worten, die Rückenwülste mit ihrer Fortsetzung im Kopftheile sind keine Embryonaltheile im Sinne einer morphologischen Gliederung der Keimblätter, sondern gehören bloss dem äusserlichen Relief des embryonalen Körpers an, welches, an sich ohne Bedeutung, nur die morphologisch zufälligen Aeusserungen der Gesammtentwickelung an der Oberfläche zur Anschauung bringt. Und sowie die Wülste des Kopftheils nach ihrer Zusammensetzung sich von denen des Rumpfes unterscheiden, so stimmen sie auch in den verschiedenen Regionen des Kopfes mit

einander nicht überein. Denn wenn in dem hinteren Kopfabschnitte die Sinnesplatte am Fusse des Wulstes liegen blieb und diesen in Gemeinschaft mit einem zwischen Sinnes- und Hirnplatte allmählich ausgezogenen, später der Oberhaut anheimfallenden Verbindungsstücke bedeckt, so ist in der Seitenregion der vorderen Kopfhälfte die Sinnesplatte bereits theilweise oder ganz mit der Hirnplatte, deren Rande sie aufwärts gefolgt war und ihm angeschmiegt blieb, verschmolzen, der Wulst also nur von der Oberhaut überzogen (vgl. *Taf. IV Fig. 76*). Am vordersten Umfange des Kopftheils dagegen tritt wieder ein ähnliches Verhältniss wie am Hinterkopfe auf, indem die Sinnesplatte nebst Theilen der Oberhautanlage den äussern Abhang des Wulstes bedeckt (*Taf. II Fig. 34. 35*). – Endlich bemerke ich noch, dass der centrale Theil der Hirnplatte durch die Umrollung ihrer Ränder nach oben seine konvexe Oberfläche verloren und ebenso an der unteren Fläche sich geebnet hat. An der letzteren zeigt sich im vorderen Abschnitte eine leichte mediane Furche, welche durch einen Vorsprung der sonst dünnen Unterlage des mittleren Keimblattes hervorgebracht wird und mit dem letzteren alsbald wieder schwindet.

Fünfte Entwickelungsstufe (*Taf. II Fig. 36. 37*, *Taf. III Fig. 43—45*, *Taf. IV Fig. 76—78*, *Taf. V Fig. 81—92*). Sie umfasst den Abschluss der Umbildung der Hirnplatte zu einem hohlen, retortenförmigen Gebilde, welches sich mit dem offenen Röhrenschenkel unmittelbar an die Rückenmarksröhre anschliesst und in seinen letzten embryonalen Bildungsstadien mit derselben ebenso wie früher im wesentlichen übereinstimmt. Die Seitentheile der Hirnplatte krümmen sich über der zwischen ihnen liegenden Furche, der Anlage der künftigen Hirnhöhlen, gegen einander und verwachsen endlich in einer Naht, welche eine Fortsetzung derjenigen des Rumpftheils ist. Während sie sich dazu anschicken, vertheilt sich die Zellenmasse gleichmässig durch die ganze Hirnplatte, sodass die einseitigen Verdickungen schwinden und die Wülste, welche auf der vorhergehenden Entwickelungsstufe noch in eine obere Kante ausliefen, sich abrunden. Was die Form des sich schliessenden Hirns betrifft, so wechselt dieselbe je nach den einzelnen Regionen. In der hinteren Hälfte zieht sich die Hirnplatte über den ansehnlichen Segmentplatten und zwischen den starken äusseren Segmenten bedeutend zusammen, wird unverhältnissmässig dick und verliert dabei äusserlich alle Kanten; nur mit Rücksicht auf die Uebergangsformen vom Rückenmark her kann man auch an der hinteren Hirnhälfte von einem herzförmigen Querdurchschnitte sprechen, während die Lichtung rund oder querelliptisch erscheint. Von dort an, wo die Hirnaxe nach unten um-

biegt, wird die Unterlage der Hirnplatte sehr dünn, der centrale Theil derselben nimmt an der seitlichen Aufkrümmung wenig Antheil und die Abbiegung der lateralen Theile tritt wieder deutlich hervor, sodass, wenn auch äusserlich gerade keine Kanten an der Platte erscheinen, doch der von ihr eingeschlossene Kanal einen rautenförmigen Durchschnitt erhält (*Taf. IV Fig. 76—78*). Je weiter nach unten, desto mehr springt die Uebergangsstelle vom centralen zum lateralen, den Kanal medianwärts überdeckenden Theile auf den Seiten vor, und verbreitert sich die flache Hirnbasis sowie auch der innere Kanal, sodass der rautenförmige Querschnitt in seitliche Zipfel ausgezogen wird. Man macht sich vielleicht die beste Vorstellung von dieser Bildung der vorderen nach unten abgebogenen Hirnhälfte, wenn man sich die Retortenform, womit bereits Rusconi das junge embryonale Hirn verglich, von vorn her abgeplattet und dadurch das blinde Ende verbreitert denkt. Ein zur Körperaxe senkrechter Durchschnitt dieser vorderen Hirnpartie, welcher also parallel zur Basis der letzteren geführt wird, liefert einen beiläufig dreieckigen Umriss derselben und der von ihr eingeschlossenen, von vorn nach hinten jedoch noch sehr engen Höhle. — Mit allen angeführten Unterschieden der vorderen und hinteren Hirnhälfte, welche beide durch die Umbiegungsstelle geschieden werden, hängt das Verhalten der Sinnesplatte aufs innigste zusammen. Schon auf der vorigen Entwickelungsstufe war dieselbe zur Seite der vorderen Hirnhälfte spurlos in die Seitentheile des Hirns aufgenommen, während sie sowohl am vordersten Ende als auch zur Seite der hinteren Hirnhälfte bestehen bleibt. Wo an der erstgenannten Stelle die breitere Hirnbasis sich der gleichmässigen Aufkrümmung der ganzen Hirnanlage widersetzt, da ergänzt die Sinnesplatte die Seitentheile des Hirns und ermöglicht dessen seitliche Ausweitung (vgl. Fig. 76); aus diesen beiderseitigen Vorragungen entstehen endlich die Augenblasen, d. h. die Anlagen der nervösen Theile des Sehapparats oder der Netzhaut; die vom Hirne nicht absorbirte Sinnesplatte producirt aber vorne und unten am Kopfe die Geruchsplatten, am Hinterkopfe aber die Ohrbläschen, beides gleichfalls die nervösen Grundlagen der betreffenden Sinnesorgane.

Die weiteren Umbildungen des Hirns gehören nicht mehr zu den hier betrachteten grundlegenden Entwickelungsvorgängen; doch sei noch bemerkt, dass seine Masse sich in der Folge ebenso wie beim Rückenmarke auf zwei Seitenhälften vertheilt, welche oben und unten nur durch dünne Verbindungsstücke zusammengehalten werden. Die eingeschlossene Höhle verändert sich alsdann ähnlich wie der Centralkanal des Rückenmarks.

Der Schwanztheil der Axenplatte.

In ihrem hintersten Abschnitte entwickelt sich die Axenplatte niemals bilateral; derselbe ist vielmehr gewissermassen die ungetheilte Wurzel der beiden Medullarplatten, deren Bildung, wie mir scheint, hinten etwas früher anfängt als vorne, also von jenem ungetheilten Schwanztheile nach vorne fortschreitet. Am hintersten Ende geht der Schwanztheil der Axenplatte in die verdickte ringförmige Falte über, durch welche im Randwulste der Rusconi'schen Oeffnung die Deckschicht des oberen Keimblattes mit dem mittleren zusammenhängt (*Taf. II Fig. 33—35, Taf. III Fig. 39. 40*). Wenn nun jene Oeffnung sich zu einer Spalte zusammenzieht, deren Richtung in die Medianebene des künftigen Embryo fällt, so wird die bezeichnete Falte in zwei parallelen Schenkeln längs jener Spalte verlaufen, an deren beiden Enden die Schenkel sich vereinigen. Wo dies gegen den Rücken hin geschieht, geht aus der verdickten Falte in der oberen Schicht eben der Schwanztheil der Axenplatte, in der tieferen der Axentheil des mittleren Keimblattes hervor (*Taf. IV Fig. 69. 70. 76—78, Taf. V Fig. 95—97*). Jenes Anfangsstück der Axenplatte ist, nachdem es durch Zellenanhäufung von den Seiten und wohl auch von hinten her gewachsen, an der unteren Fläche konvex, schärft sich an den Seiten gegen die übrige Ausbreitung der Grundschicht zu und besitzt an der übrigens ebenfalls konvexen Oberfläche gemeinsam mit der allmählich sich anpassenden äusseren Schicht eine mediane Rinne, welche aus der spaltförmig zusammengezogenen Rusconi'schen Oeffnung hervorkommt. Diese Rinne ist aber nach ihrer Genese durchaus nicht für den Anfang der Rückenrinne zu halten; denn sie ist nicht der oberflächliche Ausdruck für eine mediane Einbiegung der ganzen Platte. Auch findet man eine ähnliche Rinne an der unteren inneren Wand des Rückens, ferner am entgegengesetzten Ende der Spalte und zuweilen selbst an ihren Seitenrändern kleinere Runzeln; sodass ich zur Annahme geneigt bin, dass alle jene Rinnen und Runzeln rein mechanisch aus der Zusammenziehung eines kreisförmigen Wulstes zu Rändern einer Spalte erfolgen. Natürlich gleichen sie sich alsbald aus, nur lässt sich dieses an der medianen Rinne im Schwanztheile der Rückenmarksanlage nicht gut beobachten, da die Seitentheile derselben nicht etwa in einigem Abstande von der Medianebene, sondern ziemlich unmittelbar neben derselben sich zu der hinteren Verlängerung der Rückenwülste erheben, sodass der letzte Abschnitt der Medullarfurche von Anfang an eigentlich spaltförmig und scheinbar eine blosse Vertiefung der früheren Rinne ist. Dieser Schein wird

noch dadurch gefördert, dass die Rückenwülste daselbst bei der gleichmässigen Entwickelung der Segmentplatten nach den Seiten hin kaum merklich aus der Körperoberfläche vorragen. Die Medullarfurche mündet also am Schwanzende unmittelbar in die spaltförmige Rusconi'sche Oeffnung, und die zugehörigen Theile der Rückenwülste erscheinen als Fortsetzungen des jene Oeffnung umschliessenden Randwulstes (*Taf. III Fig. 40*). Aus diesem Zusammenhange erhellt es, wie die endlich erfolgende Kontinuitätstrennung zwischen dem hintersten Ende der Medullarplatten und dem mit ihnen ursprünglich zusammenhängenden mittleren Keimblatte, welche durch die ursprüngliche Verbindungsfalte bis zur oberflächlichen Zellenlage* vordringt, auch seitlich von der Spalte in den Randwulst sich hineinziehen und jederseits eine kurze Fortsetzung je einer Rückenmarkshälfte erzeugen kann (vgl. *Fig. 70. 78*). Diese Thatsache erklärt aber die bereits von v. Baer erwähnten monströsen Bildungen (No. 8 Bd. II S. 285), wobei die Rusconi'sche Oeffnung sich zwischen den Rückenwülsten befindet. Im hinteren Abschnitte schliesst sich nun die Medullarfurche zu allererst, sodass der Centralkanal des Rückenmarks bis in die Rusconi'sche Oeffnung hinein überdeckt wird, daselbst aber zunächst in den Raum, den der Dotterpfropf vor kurzer Zeit einnahm, und damit in die eigentliche Darmhöhle selbst einmündet. Indem nun die Rusconi'sche Oeffnung vom Rücken her abwärts verwächst, besteht für einige Zeit gleichsam ein doppelter Ausgang dieses spaltförmigen Raumes: oben vermittelt sie den ebengenannten bogenförmigen Uebergang des Centralkanals des Rückenmarks in die Darmhöhle, unten mündet sie noch frei nach aussen (*Taf. II Fig. 36. 37*). Bald obliterirt aber diese letztere Mündung vollends, und der ganze innere Spaltraum zieht sich zu einem kurzen Kanale zusammen, welcher unmittelbar unter dem Schwanzende des Rückens gelegen und von einer Fortsetzung des Darmblattes ausgekleidet, wie ein ausgezogener Zipfel der Darmhöhle erscheint, während das daranstossende Röhrenstück, welches halbkreisförmig das Ende der Wirbelsaite umgibt, und in dessen Umfange die dünnen Ausläufer der Axenplatte sich an die innere Auskleidung anschliessen, eben desswegen als Fortsetzung des Rückenmarks betrachtet werden kann. Aus den Abbildungen Fig. 36—38 wird es vollkommen erhellen, wie das Schwanzende des Rückens mit den eben

* Es ist hier diejenige einfache Zellenlage gemeint, welche den Randwulst der Rusconi'schen Oeffnung überziehend, die Verbindung zwischen der Deckschicht des oberen Keimblattes und dem Darmblatt herstellt, aber noch nicht bestimmt dem einen oder andern Theile zugezählt werden kann.

beschriebenen Theilen zum Schwanze der Larve auswächst, in welchem also nicht nur eine Fortsetzung der Rückenanlagen, Rückenmark, Rückenmuskeln u. s. w., sondern auch der fundamentalen Bauchanlage, nämlich des embryonalen Darmes enthalten ist, wobei die beschriebene Kommunikation von Rückenmark und Darm am Ende der Wirbelsaite noch längere Zeit bestehen bleibt.

Ich will hier das Ergebniss der Untersuchungen über die Umbildung der Axenplatte kurz zusammenfassen. Dieselbe entsteht im Anschlusse an den Randwulst der Rusconi'schen Oeffnung und breitet sich rasch vorwärts über den Rücken aus, wobei ihre Seitentheile besonders anschwellen. Indem ihre Gestalt durch die Ausladung am Vorderende birnförmig wird, werden zwei Hauptabschnitte geschaffen, ein beinahe kreisförmiger Kopf- und ein schmälerer Rumpftheil; jener, durch Breite und Mächtigkeit ausgezeichnet, zeigt ein ziemlich gleichmässiges Centrum und einen mehr als halbkreisförmigen stark verdickten Rand, während im schmächtigeren Rumpftheile die seitlichen Anschwellungen so nahe zur Medianebene zusammengerückt sind, dass sie als Seitenhälften der ganzen Platte erscheinen. Der äusserste Saum des Kopftheils sondert sich als Sinnesplatte vom Centrum oder der Hirnplatte ab, welche daher dem Rumpftheile oder den Medullarplatten nicht ganz gleichwerthig ist, aber mit derselben die gleiche Weiterentwickelung erfährt. Diese letztere besteht in einer Aufkrümmung und Umwälzung der Seitentheile gegen die Medianebene, und in einer Verwachsung der über der eingeschlossenen Rückenfurche zusammenstossenden Ränder, während welches Vorgangs die Deckschicht mit den darunter befindlichen Theilen der Grundschicht zu einer einheitlichen Masse verschmilzt. So entsteht eine Röhre, welche ihrer Anlage entsprechend von hinten nach vorne an Mächtigkeit zunimmt; bevor sie aber vollendet wurde, änderte sich die ursprünglich angelegte Richtung ihres Verlaufs, indem die nach aussen konvexe Axe des ganzen Rumpftheils bis in die Mitte des Kopfes hinein sich gerade streckte und sogar konkav wurde,* während das kurze Stück

* Diese vorübergehende konkave Krümmung des Rückens ist eine durchaus zufällige, sicherlich sehr wenig bedeutsame Erscheinung. Denn nicht nur unterscheiden sich so nahe verwandte Thiere, wie der Frosch, die Unke, die gemeine und die Knoblauchkröte, durch jene Rückenkrümmung ihrer Embryonen, sodass die konkave Rückenaxe bei den beiden ersten Arten vorkommt, während die Krötenembryonen eine geradlinige besitzen; sondern auch die Embryonen desselben Thieres wechseln in ziemlich weiten Grenzen die betreffende Form, sodass die Rückenaxe mancher Unkenembryonen der geraden Linie viel näher steht, als der gewöhnlichen starken Krümmung. Wenn ich aber jener Erscheinung keinen besonderen Werth beilege, so dürfte sie immerhin für eine etwaige Diagnose der Embryonen ihren Werth haben.

der vorderen Kopfhälfte sich beinahe rechtwinkelig abwärts bog. Dies gab Veranlassung das Centralnervensystem der jungen Batrachierlarven mit einer Retorte zu vergleichen, obgleich, wie ich zeigte, das vordere umgebogene Ende nicht blasig aufgetrieben, sondern von vorne nach hinten zusammengedrückt erscheint. Da die Medullarfurche gegen das Schwanzende hin sich immer mehr verengernd in die Rusconi'sche Oeffnung mündete, so konnte durch eine Fortsetzung der beschriebenen Röhrenbildung bis in jene Oeffnung hinein eine vollständig bedeckte Verbindung des Centralkanals des Rückenmarkes mit der Darmhöhle sich entwickeln, sodass späterhin beide Hohlräume an der Schwanzspitze mit einander kommuniciren.

Wie sich aus den im Eingange dieses Abschnittes mitgetheilten Auszügen ergibt, ist bei den Untersuchungen über die erste Entwickelung des Centralnervensystems der Batrachier die Untersuchungsmethode der älteren Forschung, welche bloss die äusseren Erscheinungen verfolgte und aus deren Veränderungen auf die innere Entwickelung schloss, bis in die neueste Zeit mit wenigen Ausnahmen (Stricker, v. Bambecke) massgebend gewesen. Daraus erklärt sich, dass alle jene Darstellungen weniger deutlichen Wahrnehmungen als mehr oder weniger glücklichen Annahmen über den eigentlichen Zusammenhang der Erscheinungen entsprangen. — Das äussere Relief am Rückentheile des Eies wurde bereits von Prévost und Dumas grösstentheils richtig erkannt und von deren Nachfolgern in ähnlicher Weise beschrieben. Die Entstehung dieses Reliefs durch die Bildung des Axenstranges und der Axenplatte blieb aber unbekannt, was sich am klarsten daraus ergibt, dass die Beschreibungen mit der schildförmigen Erhebung der Oberfläche und mit der Rückenrinne, also schon verhältnissmässig vorgerückten Entwickelungsstufen beginnen. Dies gilt auch für den v. Baer'schen Primitivstreif; denn wenn derselbe eine Verdickung des Keimes, also des ganzen Rückentheils unterhalb der Rückenrinne sein soll, so kann er gerade desshalb nicht mit meinem Axenstrange verglichen werden, der weder eine Vorragung des Rückentheils gegen die Darmhöhle hervorruft, noch überhaupt den ganzen Rückentheil umfasst und endlich bis zum Erscheinen der Rückenrinne gar nicht bestehen bleibt. Der Primitivstreif v. Baer's bedeutet also nur ganz allgemein die mediane Verdickung des bereits in die wichtigsten Embryonalanlagen gegliederten

Rückentheils, ist daher ebenso wenig wie etwa die Rückenrinne eine besondere, an sich bedeutsame Bildung. Was nun die Anlage des Centralnervensytems betrifft, so haben nur Prévost und Dumas und nachher Baumgärtner eine ursprünglich unpaare Entstehung desselben, aber ganz irrig nur in der Mittellinie seiner eigentlichen Anlage oder der Axenplatte beschrieben; die meisten übrigen Embryologen erklärten dagegen die Rückenwülste entweder theilweise oder im ganzen für die getrennt paarigen Anlagen des Centralnervensystems. Dies ist allerdings verständlich bei denjenigen Embryologen, welche das letztere irgendwie sich von seiner Unterlage abblättern lassen. Doch muss jene Auffassung bei Remak Wunder nehmen, welcher am Hühnerembryo die Anlagen der Haut und des Centralnervensystems als in der Fläche zusammenhängende Abschnitte des oberen Keimblattes richtig erkannt hatte. Wenn er daher die Anlagen des Centralnervensystems der Batrachier gerade so wie Reichert beschreibt, als gesonderte nur durch eine vergängliche Verbindungshaut zusammenhängende dicke Streifen, welche eben die soliden „Medullarwülste" bilden (vgl. Remak's Fig. 8 Taf. XII)*, so bezeugt er dadurch, dass auch er seine Darstellung ebenso wenig wie seine Vorgänger auf eine vollständige innere Untersuchung gründete, vielmehr die vor ihm bestandene Auffassung nur seiner Keimblättertheorie anzupassen suchte. — Gegenüber solchen Anschauungen muss ich wiederholt darauf hinweisen, 1. dass die Rückenwülste nicht die vollständige Rückenmarksanlage, sondern nur die lateralen Theile derselben, daneben aber noch andere Anlagen selbst aus zwei Keimblättern enthalten; 2. dass diese ihre Zusammensetzung während der Entwickelung wechselt; 3. dass also die Rückenwülste gar keine bestimmten und besonderen Embryonalanlagen sind, sondern ähnlich dem Primitivstreif und der Rückenrinne zu dem äusseren und beständig wechselnden Relief des Embryo gehören, welches bald diesem, bald jenem Keimblatte, hier einem inneren Hohlraum, dort einer soliden Bildung seine Entstehung verdankt, daher auch in der neueren Entwickelungsgeschichte nur eine untergeordnete Bedeutung haben kann. Denn mochten auch jene äusseren Erscheinungen als die ersten Anhaltspunkte für die Orientirung in der unendlich mannigfaltigen Gesammtentwickelung während der

* Diese Abbildung soll „nicht schematisch, sondern nach der Natur angefertigt" sein. Wenn man aber erfährt, dass sie nur nach einer beleuchteten Schnittfläche, nicht nach einem durchsichtigen mikroskopischen Schnitte gezeichnet wurde (vgl. No. 40 S. XXXV), so sind die Mängel der Untersuchungsmethode hinlänglich gekennzeichnet, um die Irrthümer der Beobachtung zu verstehen.

Wiegenzeit unserer Wissenschaft einen bedeutenden Werth haben, so sollten sie doch heutigen Tages, wo man jene Orientirung nicht mehr braucht, auch in der Darstellung gegenüber den eigentlichen Faktoren der morphologischen Entwickelung, den Keimblättern und Embryonalanlagen, zurücktreten und als der gleichsam zufällige, äusserlich sichtbare Ausdruck von den Umbildungen derselben sich nur nebenher ergeben. — Ist nun die Auffassung von einer getrennt paarigen Anlage des Centralnervensystems durchaus unstatthaft, so ist andererseits die doppelseitig symmetrische Anordnung in der unpaaren Axenplatte davon wesentlich zu unterscheiden. Ich verweise hierbei auf das in der Beschreibung Gesagte, woraus klar hervorgeht, dass die ganze Axenplatte in die Bildung des Centralnervensystems und der höheren Sinnesorgane eingeht, und von zwei getrennten Seitentheilen, einer vergänglichen Verbindungshaut und der nachträglichen Verschmelzung jener nicht die Rede sein kann.

Gesondert von den übrigen Darstellungen muss ich diejenigen von Stricker und v. Bambecke betrachten, da diese Forscher, wie erwähnt, die äusseren Erscheinungen aus den Umbildungen der Embryonalanlagen zu erklären suchten. Stricker hat zu einem besonderen Zwecke einige aus dem Zusammenhange herausgerissene Durchschnitte meist der Kopfgegend abgebildet*; was daraus über die Anlage des Centralnervensystems ersichtlich ist, ist nach Abbildung und Erklärung richtig, hat aber ohne die Anknüpfung an Vorhergehendes und Nachfolgendes keinen sonderlichen Werth, wie es denn auch gegenüber dem eigentlichen Thema, der Entwickelung gewisser Knochen und Muskeln des Kopfes, nur nebensächlich behandelt ist. — Gleich Stricker hat v. Bambecke wesentlich Durchschnitte bei durchfallendem Lichte untersucht, abgebildet und beschrieben. Aber seine Resultate stimmen so wenig mit denen aller übrigen Beobachter überein, dass man nur die Wahl hat anzunehmen, entweder, dass Pelobates fuscus in der Entwickelung des Centralnervensystems nicht nur von den übrigen Batrachiern, sondern von den Wirbelthieren überhaupt, so weit ihre Entwickelung bekannt ist, sich wesentlich unterscheide, oder dass die Präparate durch die Behandlung entstellt waren.

Beiläufig sei hier noch bemerkt, dass die irrthümlichen Angaben über die

---

* Die Flächenbilder, welche Stricker bei durchfallendem Lichte erhielt (Nr. 55 Fig. 5. 6), haben nach meiner Ansicht an sich gar keinen Werth, da sie gerade so wie die äusseren Gestaltveränderungen das Urtheil nur irre führen können. Zur Unterstützung der Querdurchschnitte, um die Form der Embryonen auch in der Längsrichtung des Embryo kennen zu lernen, sind aber die horizontalen und sagittalen Durchschnitte viel zweckmässiger.

frühzeitige Entwickelung der Hirnabtheilungen auf der schon gerügten oberflächlichen Deutung des äusseren Reliefs beruhen. Bei einem Vergleiche meiner Abbildungen (*Taf. III Fig. 43. 44. 50. 51. Taf. V Fig. 81. 82. 85. 88 — 91*) mit denen REMAK's (Taf. X Fig. 6. 8) überzeugt man sich leicht, dass die äusseren Vorragungen der Hirngegend nicht gesonderten Erweiterungen des Hirns, sondern den in den Wülsten eingeschlossenen äusseren Kopfsegmenten, also Theilen des mittleren Keimblattes ihre Entstehung verdanken, während die Hirnröhre (mit Ausnahme der Augenblasen) selbst nach ihrer Vollendung noch gleichmässig verläuft (*vgl. Taf. VI Fig. 98*).

Alle eingehenden Beobachtungen meiner Vorgänger über den Ursprung der drei höheren Sinnesorgane* stimmen darin überein: 1. dass die letzteren von dem oberen Keimblatte abstammen, 2. dass sie aus isolirten Anlagen hervorgehen und zwar 3. das Auge aus dem Hirn**, Ohr und Geruchsorgan aus der übrigen Ausbreitung des Keimblattes oder der Oberhautanlage. Die genetische Bedeutung der Sinnesorgane widerspräche darnach durchaus der allgemein giltigen Auffassung, dass jene Sinnesorgane einander koordinirt seien; denn offenbar stände das Auge dem Centralnervensystem viel näher als das Ohr und das Geruchsorgan, deren Anlage zu jenem System keine nähere genetische Beziehung hätte als die übrigen Erzeugnisse des oberen Keimblattes. Aus meinen Untersuchungen geht aber hervor, dass die bisherigen Beobachtungen unvollständig und daher die aus ihnen gezogenen Schlüsse falsch sind. Zunächst ist in der Sinnesplatte eine gemeinsame, überall gleichmässige Grundanlage für die drei höheren Sinnesorgane gegeben; ferner aber entwickelt sich diese nicht gleich vom Anfang an isolirt in dem oberen Keimblatte, sondern bildet zuerst gemeinsam mit der Anlage des Hirnes den Kopftheil der Axenplatte, welcher rückwärts in den ungesonderten Rumpftheil oder die Anlage des Rückenmarkes übergeht. Man könnte also sagen, die 3 höheren Sinnesorgane wären Theile des Gehirnes, welche sich allmählich vom Mutterboden absondern und selbst-

* Wie ich schon in der Beschreibung erwähnte, sind unter den hier besprochenen Anlagen der Sinnesorgane die Hülfsapparate (Glaskörper, Linse u. s. w.) nicht mit einbegriffen.

** Da bereits REMAK darauf hingewiesen hat (Nr. 40 S. 148), dass RUSCONI ganz offenbar die Anlage der Augenblasen mit derjenigen des Geruchsorganes verwechselte, so will ich darauf nicht noch einmal zu sprechen kommen. Ebenso ist die Angabe REICHERT's über den Ursprung der Sinnesorgane aus dem Gehirne zu unbestimmt, um überhaupt berücksichtigt werden zu können, zumal sie durchaus unrichtig ist, wie er denn auch die Anlage des Auges hinter dem abgebogenen Hirntheile sieht (Nr. 22 Taf. II Fig. 6. 7).

ständig werden, indem sich die betreffenden Zellenmassen an gewissen Stellen koncentriren und dadurch indifferente Theile des oberen Keimblattes, welche später der Oberhaut anheimfallen, zwischen jenen Anlagen und dem Hirne zurückbleiben. Man könnte noch dazu bemerken, dass, da die Sinnesplatte rückwärts in die Ränder der Medullarplatten übergeht, die Sinnesorgane für das Hirn eine ähnliche Bedeutung haben dürften wie die hinteren Stränge des Rückenmarkes oder wenigstens Theile von ihnen für das letztere. Wenn man jedoch hier über die Andeutung zunächst noch nicht hinausgehen kann, so bietet sich die Möglichkeit, eine andere Schwierigkeit mit mehr Erfolg zu überwinden; ich meine die Ausnahme, welche das Auge von der eben vorgetragenen Lehre scheinbar macht. Die von mir mitgetheilten Beobachtungen besagen bloss, dass der mittlere Theil jeder Seitenhälfte der Sinnesplatte sich niemals von der Hirnplatte trenne, sondern wieder mit ihr vollständig verschmelze, und dass im Bereiche dieser Verschmelzung die Augenblase scheinbar als Ausstülpung des Hirnes entstehe. Ich gestehe, dass, da jene Verschmelzung erfolgt ohne Spuren der früheren Sonderung zu hinterlassen, es nur für höchst wahrscheinlich, nicht aber ohne weiteres für eine Thatsache gelten kann, dass die Augenblase eben aus jenem in das Hirn aufgenommenen Abschnitte der Sinnesplatte hervorgehe. Erst aus der Entwickelungsgeschichte der Knochenfische habe ich den empirischen Beweis dafür entnommen, was bei den Batrachiern nur wahrscheinlich ist; an dem Embryo der Forelle fand ich, dass die Sinnesplatte auch in der Augenregion niemals wieder vollständig in die Hirnplatte aufgeht, sondern von der ersten Sonderung beider Theile an sich selbstständig weiter entwickelt, zur Augenblase wird, wobei aber die noch bestehende Verbindung mit dem Hirne nicht etwa wie in der Ohrregion allmählich gelöst, sondern dauernd erhalten und endlich in den Sehnerven verwandelt wird. Ich glaube daher mit Rücksicht auf diese Beobachtung, welche jeden Zweifel über die Bedeutung der Augenanlage im Batrachierembryo löst, die Abweichung in der Entwickelung des Auges gegenüber den beiden anderen Sinnesorganen darauf beschränken zu müssen, dass das Auge den ursprünglichen Zusammenhang mit dem Centralnervensystem beibehält, während die anderen Sinnesorgane sich von dem letzteren vollständig trennen, um mit diesem ihrem Mutterboden erst wieder durch eine sekundäre Verbindung (Hör-, Geruchsnerv) in nähere Beziehung zu treten.

Schliesslich darf nicht unerwähnt bleiben, dass, wenn auch alle Anhänger der Keimblättertheorie den peripherischen Theil des oberen Keimblattes für die Anlage der Haut erklären, die älteren derselben darunter zugleich Ober- und Lederhaut

verstehen (vergl. v. Baer Nr. 8 I S. 166): erst Remak erkannte, dass nur das Zellengewebe der Epidermis aus dem oberen Keimblatte hervorgehe (Nr. 40 S. 152. 185).

Indem ich am Schlusse des vorigen Abschnittes die Uebereinstimmung der Keimblätterbildung bei den Batrachiern, Knochenfischen und Amnioten auf Grund meiner eigenen Untersuchungen konstatirte, unterliess ich es auf die Einzelheiten dieses Entwickelungsvorganges und eine Kritik der entgegenstehenden Darstellungen einzugehen, weil ich Beides in besonderen Arbeiten abgehandelt habe.* Um aber die gleiche Uebereinstimmung für die Hauptleistungen des oberen Keimblattes — die Anlage des Centralnervensystems und der drei höheren Sinnesorgane — zu erweisen, muss ich auf einen Punkt in den neueren Darstellungen der Keimblätterbildung zurückgreifen, ich meine die Lehre vom Axenstreife oder Axenstrange (Dursy, His, Waldeyer, Oellacher). Ich bezeichne mit dem letzteren Namen nur den noch ungesonderten axialen Theil des mittleren Keimblattes, woraus wesentlich die Wirbelsaite hervorgeht. Sonst wird aber mit den genannten Ausdrücken ein ganz anderer Begriff verbunden. Die Darstellung v. Baer's von der innigen axialen Verbindung des oberen und mittleren Keimblattes (Primitivstreif) wurde zum Ausgangspunkte einer Lehre, welche auf eine Vernichtung der wohlbegründeten Keimblättertheorie hinausläuft. In jenem Axengebilde sollen die Keimschichten oder -blätter vollständig mit einander verschmelzen, ihre Elemente mit einander austauschen, sodass schliesslich die Embryonalanlagen unter Zurücktreten der morphologischen Momente wesentlich aus lokalen „histiologischen Differenzirungen“, diesen häufigen Lückenbüssern der Erkenntniss, hervorgingen. Für die vorliegende Frage bedeutsam war also dabei, dass der verdickte dorsale oder mittlere Theil des oberen Keimblattes, die Axenplatte, nirgends mehr als die ausschliessliche Anlage des Centralnervensystems (und nach meiner Erfahrung auch der drei höheren Sinnesorgane) gelten konnte, da sie ja durch Vermittelung des Axenstreifes an der Herstellung der Wirbelsaite, der Urwirbel und noch mancher anderer Anlagen einen grösseren oder geringeren Antheil nehmen sollte. Nach meinen Untersuchungen muss ich aber diese Lehre durchaus zurückweisen und an der Behauptung festhalten, dass die Grenze zwischen dem oberen und mittleren Keimblatte vom ersten Erscheinen der

* Im Anschlusse an den schon citirten, die Knochenfische betreffenden Aufsatz (Nr. 108) erscheint im X. Bande derselben Zeitschrift eine Abhandlung über „die Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühnerei.“

sekundären Keimschicht an auch im Axentheile des Keimes ununterbrochen fortbestehe. Alle gegentheiligen Darstellungen entsprangen demselben Beobachtungsfehler, indem nämlich jene Grenze, welche während der ersten Entwickelung der Axengebilde in Folge der thatsächlich innigen Berührung meines Axenstranges (mittleres Keimblatt) und der Axenplatte (oberes Keimblatt) allerdings nicht immer leicht kenntlich ist, ganz übersehen wurde. Daraus wurden alsdann jene Hypothesen über die Betheiligung der Axenplatte an der Bildung der darunterliegenden Embryonalanlagen meist sehr willkürlich abgeleitet. Diese zunächst den Hühnerkeim betreffenden Angaben (His) habe ich in der oben bezeichneten Abhandlung kritisirt; die bezüglichen Mittheilungen Oellacher's über den Forellenkeim (Nr. 107) weichen allerdings von den ersteren ab, beruhen aber auf demselben Grundirrthume, der Annahme des von den eigentlichen Keimblättern unterschiedenen Axenstreifes, von Oellacher Axenstrang genannt, welcher die gemeinsame Anlage des Centralnervensystems und der Wirbelsaite darstelle.* Freilich leitet Oellacher keinen Theil des mittleren Keimblattes vom oberen ab; dagegen soll aber der Axenstrang mit den Körperregionen seine Bedeutung wechseln, hinten vorherrschend die Anlage der Wirbelsaite enthalten, während die Rückenmarksanlage aus den in der Medianebene zusammenfliessenden Seitentheilen des Sinnesblattes entstehe, vorne aber ausschliesslich das Hirn bilden (Nr. 107 S. 26. 43. 46). Auch diese Angaben muss ich nach eingehenden Untersuchungen über die Entwickelung des Forellenkeimes auf eine ungenaue Beobachtung zurückführen, welcher bald hier bald dort eine wichtige Grenzlinie entging. So wenig die ursprünglichen Keimschichten aus einer histiologischen Sonderung, sondern vielmehr aus morphologischen Umbildungen hervorgehen (vgl. Nr. 108), so wenig wird dieses Entwickelungsergebniss, die Keimschichtung, nachträglich wieder aufgehoben, die Kontinuität des einmal eingeschlagenen Entwickelungsganges unterbrochen, um durch Vermittelung geheimnissvoller Zwischenglieder an die spätere morphologische Umbildung wieder anzuknüpfen.

Mit der Selbstständigkeit des oberen Keimblattes ist auch diejenige der Axenplatte übereinstimmend bei allen genannten Wirbelthieren festgestellt.

---

* Gegenüber dem Ausspruche Oellacher's (Nr. 107 S. 63): „Die Bildung des Axenstranges ist eine dem Forellenei, dem Eie der Batrachier und dem des Hühnchens gemeinsame" — muss ich bemerken, dass mir bisher weder von einem solchen Axenstrange des Batrachierkeimes noch überhaupt von Untersuchungen, welche zu einer solchen Annahme führen könnten, etwas bekannt geworden ist.

Jetzt handelt es sich darum, eine gleiche Uebereinstimmung auch in der weiteren Umbildung jener Grundlagen des Centralnervensystems nachzuweisen. Die Amnioten bieten dabei keine besonderen Schwierigkeiten, indem sich bei ihnen in derselben Weise wie bei den Batrachiern die Axenplatte in eine Röhre verwandelt. Doch darf nicht unerwähnt bleiben, dass bei einem solchen Vergleiche sich bisher mehr Aehnlichkeiten boten, als in der That vorhanden sind. Dies rührt daher, dass der Primitiv- oder Axenstreif insbesondere des Hühnerkeimes, obgleich über ihn bereits so viel geschrieben worden ist, immer noch durchaus ungenügend untersucht ist, und daher seine Zusammensetzung unbekannt blieb, sein Relief falsch gedeutet wurde. Er gilt nämlich für eine axiale Verdickung des Keimes, welche durch die Prämitivrinne in zwei symmetrische Hälften geschieden werde. Diese Rinne soll verbreitert, aber abgeflacht in den vor dem Primitivstreife gelegenen Keimtheil übergehen und überhaupt den Grund der späteren Medullarfurche bilden, daher auch das Centralnervensystem von Anfang an in zwei symmetrischen Hälften, den Medullarplatten, angelegt sei. Wie sich aber aus dem von mir angekündigten Aufsatze ergeben wird, ist diese Auffassung durchaus unstatthaft. Gleich nach der Entstehung des Primitivstreifes liegt in seinem grösseren hinteren Abschnitte die Primitivrinne allerdings ganz oder nahezu symmetrisch über der Anlage der Wirbelsaite oder meinem Axenstrange; vor dem Primitivstreife besteht aber bis zur Ausbildung der Medullarfurche niemals eine axiale Rinne, da der künftige Boden jener Furche vielmehr von einer Seite zur andern konvex vorgewölbt ist und von zwei flachen Seitenrinnen eingefasst wird, welche erst während der Entwickelung der Medullarfurche in Folge der ansehnlichen Verschmälerung jenes Bodens schwinden. Zwischen diesen beiden verschieden gebildeten Abschnitten der Axenregion liegt nun der Kopftheil des Primitivstreifes, welcher den Uebergang aus dem einen in den andern vermittelt. Er ist asymmetrisch zusammengesetzt, indem sich dort der Axenstrang vollständig in den rechten Grenzwall der Primitivrinne verschiebt, welcher darauf weiter vorwärts durch ein Niedersinken seiner rechten Seite in den horizontal gelagerten, konvexen Boden der vorderen Medullarfurche übergeht, während die Primitivrinne sich in dessen linke Seitenrinne fortsetzt. Dieser zuerst nur im Kopftheile des Primitivstreifs vorhandene Uebergang der beiden Abschnitte in einander rückt nun stetig nach hinten vor, indem der zuerst von ihm eingenommene Keimtheil sich in der geschilderten Weise der Bildung der davor gelegenen Axenregion anpasst, welche allein die bleibende Anlage des Centralnervensystems unmittelbar aus dem indifferenten

Keimblatte hervorgehen lässt. So wird also der ganze ursprüngliche Primitivstreif erst durch eine asymmetrische Umlagerung seiner Theile in die definitive Bildung der Axenregion übergeführt. Es erhellt daraus: 1. dass die Primitivrinne nicht den Grund der künftigen Medullarfurche darstellt, sondern nur in die linke Grenzrinne des konvexen Bodens derselben übergeht, 2. dass, da das obere Keimblatt diesen Boden gleichmässig überzieht, eine axiale Grenze zweier Seitenhälften der Cerebromedullaranlage fehlt, die letztere also thatsächlich nicht aus zwei Medullarplatten, sondern aus einer unpaaren Axenplatte* besteht. Der Vergleich mit dem Batrachierembryo lehrt also, dass dessen Rückenrinne und laterale Anschwellungen der Axenplatte (Medullarplatten) Homologa im Hühnerkeime nicht finden und für die allgemeine Wirbelthierentwickelung ebenso bedeutungslos sind wie die Primitivrinne und überhaupt der ganze Primitivstreif jenes Keimes.

Eine Sinnesplatte habe ich an der Axenplatte des Hühnerkeimes nicht unterscheiden können, wahrscheinlich weil die letztere verhältnissmässig sehr dünn ist und während längerer Zeit ganz allmählich in die Oberhautanlage übergeht. — Ueber die Anlage des Centralnervensystems der übrigen Amnioten vermag ich nur wenige hierher bezügliche Daten beizubringen. An frischen wie an zerlegten Keimen der Ringelnatter, welche die beginnende Abschnürung des Kopftheiles auf verschiedenen Stufen zeigten, konnte ich weder einen Primitivstreif, noch eine Rückenrinne erkennen; dagegen glaube ich eine gerade nach hinten sich erweiternde, annähernd birnförmige Axenplatte und eine ebensolche breite und flache, mit ebenem oder konvexem Boden versehene Medullarfurche richtig gedeutet zu haben**, so dass auch dieser spärliche Befund immerhin geeignet ist, die Bedeutung des Primitivstreifes um ein weiteres zu reduciren.

So leicht nun im vorliegenden Falle der Vergleich der Batrachier mit den Amnioten wenigstens in den Hauptzügen sich ausführen lässt, so misslich erschien seit dem Bekanntwerden der Kupffer'schen Untersuchungen über die Entwickelung der Knochenfische der Versuch, die Entstehung und Umbildung ihrer Cerebromedullaranlage mit derjenigen der übrigen Wirbelthiere in Uebereinstimmung zu bringen. Kupffer gab an, dass das obere Keimblatt sich im

* Wie in der bisherigen Beschreibung behalte ich jedoch auch weiterhin den Ausdruck „Medullarplatten" für die idealen Seitenhälften der einheitlichen Axenplatte bei.

** Jedenfalls würde eine genauere Untersuchung jener Keime lehren, dass die Uebereinstimmung der Vögel und Reptilien in ihrer ersten Embryonalentwickelung lange nicht so gross ist, als man bisher mit Rücksicht auf ältere Entwickelungsstufen glaubte annehmen zu dürfen.

Axentheile verdicke und zu einem kielartig nach unten vorspringenden Strange werde, auf dessen Oberfläche sich eine Furche entwickele, um bald wieder zu verschwinden (Nr. 105 S. 232. 234. 243. 244). Eine Fortsetzung des übrigen Keimblattes oder das Hornblatt (Oberhautanlage) löse sich darauf von der Hauptmasse jenes Kiels oder der Anlage des Centralnervensystems ab, worauf unter jenem Blatte „eine Furche sich bildet, die von oben her in den Strang eindringt“ (S. 249). Durch eine Verwachsung der oberen Spaltmündung sei dann die Medullarröhre vollendet (S. 250). Die solide Anlage derselben wurde von mir (Nr. 102) und Oellacher (Nr. 107 S. 51) bestätigt; doch glaubt Oellacher, dass der Centralkanal durch eine innere Zellenauflösung entstehe, welche von unten aufsteige (S. 72. 81). Wenn nun zugestanden werden muss, dass es auf Grund dieser Angaben allein unmöglich sein dürfte, am Medullarstrange der Knochenfische den gleichen Entwickelungsgang herauszufinden wie an der Axenplatte der Amnioten und Batrachier, so darf andererseits nicht übersehen werden, dass weder Kupffer noch Oellacher uns über eine eigentliche Entwickelung jenes Medullarstranges etwas mitgetheilt haben. In einer nicht ganz frühen Zeit sollen in einer gegebenen Zellenmasse, dem irgendwie verdickten axialen Keimtheile „histiologische Differenzirungen“ beginnen, in Folge deren der Medullarstrang endlich als fertiges Gebilde herausgelöst wird (Nr. 107 S. 15. 50); diese Anlage des Centralnervensystems sollte also, sowie sie nur überhaupt kenntlich würde, auch schon ohne alle morphologische Umbildung vollendet sein. Dies ist nun aber ebenso grundfalsch wie die ganze schon gerügte Lehre vom Primitiv- oder Axenstreife. Das Centralnervensystem der Knochenfische entwickelt sich vielmehr ebenso wie in allen übrigen Wirbelthieren durch allmähliche morphologische Umbildung ganz bestimmter einfachster Anlagen. In der Fig. 8 meines Aufsatzes über den Forellenkeim (Nr. 108) lässt sich an einem noch ganz jungen Keime bereits die Bildung eines Axenstranges (Chordaanlage) und der durch ihn geschiedenen Medullarplatten, so wie ich es an der Unke beschrieb, deutlich erkennen. In der Folge fliessen die beiden letzteren über dem Axenstrange zu einer unpaaren Axenplatte zusammen, welche sich in dem Masse verdickt, als sie schmäler wird. Daraus lässt sich schliessen, dass dieser ganze Vorgang auf einer von den Seiten gegen die Medianebene gerichteten Zellenverschiebung beruhe, wodurch die Zellenmassen je näher der Medianebene um so mehr gegeneinander gestaut und zu einer Palissadenform zusammengedrückt werden. Dieselbe Bewegung sahen wir bei den Batrachiern die Medullarplatten bilden und in der Querrichtung

zusammenschieben; sobald dieselben aber dadurch hautartig festgeworden, werden sie durch die fortdauernde Bewegung auf- und medianwärts umgerollt, und so die Bildung der Cerebromedullarröhre herbeigeführt. Am Forellenkeime überzeugt man sich aber leicht, dass ihre Medullarplatten zur entsprechenden Zeit viel weniger scharfe Konturen und ebene Flächen, also eine geringere Konsistenz besitzen, wie sie denn auch ganz unmerklich in die übrige Ausbreitung des oberen Keimblattes übergehen. Begreiflicherweise wird daher jene Bewegung sie nur in geringem Grade heben und dadurch die vergängliche Rückenfurche bilden, dagegen die ursprüngliche mediane Zellenanhäufung fortsetzen. Dabei lassen die palissadenförmigen Zellen, sowie sie ihre Gestalt dem Seitendrucke verdanken, die fernere Richtung der ihn erzeugenden Bewegung erkennen; und da sie sich in der Nähe der Medianebene von beiden Seiten abwärts neigen, so erhellt, dass die Axenplatte dort unter dem Einflusse jenes Druckes gleichsam nach unten einknickt oder sich faltet, wobei jedoch in Folge der geringeren Konsistenz der Zellenmassen die beiden Faltenwände sich zu dem bekannten Kiele des Medullarstranges aneinanderlegen, ohne eine deutliche Spalte erkennen zu lassen. Das spätere Auftreten der letzteren in dem fertigen Kiele rechtfertigt aber gerade die eben vorgetragene Auffassung seiner Entwickelung. Ich habe mich nämlich davon überzeugt, dass sie weder durch eine Auflösung der inneren Zellen noch stets von unten aufwärts entsteht, wie es Oellacher lehrt; sondern indem die Verbindung des Kiels mit der Oberhautanlage gewissermassen zusammengeschnürt wird, um alsbald einer völligen Trennung Platz zu machen, bauchen sich seine Seiten etwas aus, werden also seine Seitenhälften etwas auseinandergezogen, wodurch eben die mediane Spalte in verschiedener Höhe und Ausdehnung beginnend entsteht. Ihre gesetzmässige Erscheinung bezeugt eben, dass in derselben Richtung der Zusammenhang der Zellenmasse beständig lockerer ist, also zwischen beiden, unten in einander übergehenden Seitenhälften des Kiels eine gewisse Scheidegrenze besteht; dies gestattet aber gerade den Vergleich derselben mit einer geschlossenen Falte, welche sich alsdann von der nach oben offenen Falte, welche die gehobenen Medullarplatten anderer Wirbelthierembryonen darstellen, nicht mehr wesentlich unterscheidet, besonders da der Faltenraum dort bisweilen spaltförmig eng wird, wie z. B. am Schwanzende der Batrachierembryonen (vgl. Taf. IV Fig. 76). Wir finden also, dass bei den Knochenfischen ebenso wie bei den übrigen Wirbelthieren die gleiche Kette von Ursachen und Wirkungen im Axentheile des oberen Keimblattes die Cerebromedullarröhre erzeugt: die nachweisbare, bei-

derseits gegen die Medianebene gerichtete Zellenverschiebung* lässt die Medullarplatten entstehen, zusammenrücken und eine nach oben offene oder geschlossene Falte bilden, welche endlich unter dem Einflusse desselben Motors sich zu einer Röhre abschnürt. Gegenüber diesem Ergebnisse muss die verschiedene äussere Erscheinung, welche zwischen dem gleichen Anfange und gleichen Enderfolge liegt, ihre scheinbare Bedeutung verlieren, und die Uebereinstimmung in der Entwickelung des Centralnervensystems aller Wirbelthiere nicht mehr als hypothetische, sondern als thatsächliche erscheinen. Denn die Homologie wird in letzter Instanz nicht durch die äussere Form, sondern durch das Entwickelungsgesetz bestimmt, welches sich aber in der Form nicht immer deutlich offenbart.

Von der Sinnesplatte der Knochenfische habe ich bereits in der Beschreibung des gleichnamigen Theils der Batrachier gesprochen. Da die ganze Entstehung und Umbildung der Axenplatte Oellacher entgangen ist, so ist es natürlich, dass er auch am Forellenembryo nur die alte Lehre glaubte bestätigen zu können, dass das Auge aus dem Hirne hervorwachse, Ohr und Geruchsorgan aber aus dem Sinnesblatte oder der Oberhautanlage, natürlich in isolirten Anlagen, sich entwickelten. Ich finde dagegen, dass die Sinnesplatte, d. h. die gemeinsame Anlage der drei höheren Sinnesorgane, an demselben Thiere viel deutlicher und charakteristischer ausgeprägt ist und sich weiter umbildet als bei der Unke. Da der Kiel der Axenplatte ursprünglich nur deren medianen Theil darstellt und die Zellenmassen ihrer horizontalen Seitentheile nur ganz allmählich in sich aufnimmt, so besteht auch während längerer Zeit keine deutliche Grenze zwischen ihnen, sondern nur ein bogenförmiger, unmerklicher Uebergang. Diese Uebergangsstelle verwandelt sich nun in dem Masse, als jene Seitentheile durch die andauernde Zellenauswanderung zur Oberhautanlage sich verdünnen, in eine abwärts konvexe, gegen den Kiel und gegen die Oberhaut deutlich abgesetzte Leiste, welche von der vorderen Rumpfhälfte aus sich in den Kopftheil fortsetzt, um ihn ganz zu umkreisen, nach hinten zu aber verstreicht. Ihre bogenförmige Anlage erklärt es, dass sie eine schräge Lage einnimmt, gewissermassen den Winkel zwischen dem Kiel und der Oberhaut ausfüllt. Während sie aber im Rumpfe allmählich ganz in die Rückenmarksanlage aufgenommen wird und so deren dorsalen Abschnitt (hintere Stränge)

* Diese Bewegung lässt sich übrigens nicht nur bei den Batrachiern, sondern wenigstens auch bei den Knochenfischen auf die ursprüngliche, centrifugale Zellenverschiebung der primären Keimschicht zurückbeziehen und als deren durch die Embryonalanlage bestimmt abgelenkte Fortsetzung darstellen.

bildet, unterliegt sie im Kopftheile als Sinnesplatte den schon bei der Unke geschilderten Umbildungen. Ihre ursprünglich schräge Lage bildet dabei den Ausgangspunkt entgegengesetzter Verschiebungen. In der hinteren Kopfhälfte vertieft sich die mediale Grenzfurche und wird dadurch der betreffende Abschnitt der Sinnesplatte (Anlage des Gehörbläschens) vom Hirn getrennt und in das Niveau der Oberhaut gehoben; an den Seiten der vorderen Kopfhälfte hört diese Vertiefung wieder auf, und wird die Sinnesplatte vielmehr ähnlich wie der homologe Theil des Rumpfes zum Centralnervensystem hinzugezogen, an dessen oberer Hälfte sie eine ansehnliche Vorragung (Anlage der Augenblase) bildet, welche aber durch eine spaltförmige, medianwärts fortschreitende Erweiterung der lateralen Grenzfurche umgekehrt wie die Anlage des Ohrs zunächst von der Oberhaut getrennt wird, um alsdann wie ein Auswuchs des Hirns zu erscheinen. Der vorderste Abschnitt der Sinnesplatte (Anlagen der Nasengruben) stimmt mit dem hintersten überein. Zur Vollendung der Sinnesanlagen gehört aber neben der geschilderten Umbildung in der Querrichtung noch eine solche in der Längsrichtung. Der kontinuirliche Verlauf der Sinnesplatte bleibt nämlich nicht bestehen, sondern an den Grenzen der wechselnden Umlagerungen entstehen Einschnürungen, namentlich deutlich zwischen Auge und Ohr, welche die Sinnesplatte jederseits in drei getrennte Abschnitte theilen, welche darauf zu den diskreten Sinnesanlagen sich zusammenziehend entsprechende Stücke der Oberhautanlage sich dazwischen einschieben lassen.

Wenn also bei den Knochenfischen ein sehr charakteristisches Moment in der Umbildung der Axenplatte, nämlich die Furchen- oder Faltenbildung derselben, bis zur Unkenntlichkeit verdeckt wird, so offenbaren sie uns dagegen in der Entwickelung der Sinnesplatte um so deutlicher ein nicht weniger wichtiges, nur noch bei den Batrachiern nachweisbares Gesetz, welches aber an den Embryonen der Amnioten schwerlich zur Anschauung gebracht werden könnte.

2. Die Leistungen des mittleren Keimblattes.

Historische Uebersicht der bisherigen Untersuchungen.

Ich habe bereits früher bemerkt, warum v. Baer's hauptsächlich auf den Hühnerembryo bezügliche Ausführungen über die Umbildung der Keimblätter auch für den Batrachierembryo angezogen werden dürften; und da die Entwickelung des mittleren Keimblattes bei der allgemeinen Bildung des ganzen

Körpers der Wirbelthiere die Hauptrolle spielt, so wird das, was v. Baer über die zwischen der Haut und der Schleimhautschicht auftretenden Theile aussagt, am besten aus einer Darstellung seines Schemas über den Aufbau des Wirbelthierkörpers ersehen werden können (vgl. Nr. 8 I Scholion IV S. 160 u. flg. Taf. III Fig. 4. 5. 7, II S. 57 u. flg. Taf. IV Fig. 1 — 6). Das wesentlichste Moment in der Entwickelung seiner vier Keimblätter sieht v. Baer darin, dass sie in Röhren, die Fundamental- oder Primitivorgane, verwandelt würden (Nr. 8 I S. 164, II S. 64). Zuerst fällt ein Stamm, die Wirbelsaite, aus dem offenbar noch undifferenzirten animalischen Blatte aus (vgl. Nr. 8 I S. 15); darüber entsteht die „Nervenröhre" (Rückenmark und Hirn), darunter aus dem Gefäss- und Schleimblatte die „Darmröhre" (Darmkanal und seine Erzeugnisse); beide würden von der inneren Fleischschicht umschlossen, welche zu beiden Seiten des Stammes ausgehend aufwärts die Nervenröhre umwächst (Muskeln, Knochen und Nerven des Rückens) und abwärts nach der vollständigen räumlichen Trennung von dem Gefässblatte (seröse Leibeshöhle) nur in einem gewissen Abstande von der Darmröhre diese letztere umschliesst (Muskeln, Knochen, Nerven der Leibeswand). Um alle diese Röhren bildet endlich die Haut die gemeinsame äusserste Hülle. Für die Extremitäten nimmt v. Baer noch eine besondere röhrenförmige Schicht an — äussere Fleischschicht —, welche zwischen der Haut und der inneren Fleischschicht entsteht (Nr. 8 I S. 196, II S. 75. 76). Was die einzelnen Organe und Körpertheile betrifft, so ist v. Baer der erste Embryolog, welcher die Wirbelsaite des Batrachierembryo bereits im „Primitivstreifen" entstehen sieht (II S. 285). Dieselbe gehe bis unter den Hirnanhang, wo sie auch eine leichte Krümmung nach unten bildet (II S. 287). Herz und Gekröse verdanken ihre Entstehung der Gefässschicht (II S. 63). Ueber die Bildung der Kiemen spricht sich v. Baer folgendermassen aus: „Man kann bald an der äusseren Fläche der Bauchplatten einen Wulst unterscheiden, der zwischen dem Gesichte und dem Rumpfe liegt, den Kiemenwulst. Er erstreckt sich von oben nach unten, und in ihm bilden sich parallele Furchen, denen noch tiefere Furchen von Innen entgegen wachsen und dadurch Kiemenspalten bilden." „Frühere Beobachter gaben nur drei Kiemenspalten an. Ich zählte vier in der kurzen Entwickelungsgeschichte der Frösche auf, die in Burdach's Physiologie Bd. 2 einverleibt ist – und wurde lebhaft deshalb angegriffen. Seit jener Zeit habe ich Frosch-Embryonen in zwei Frühlingen anhaltend untersucht. Ich habe nicht nur mit Sicherheit an ausgekrochenen Larven vier Kiemenspalten gesehen, sondern bin jetzt nur zweifelhaft, ob nicht vorübergehend noch eine fünfte Spalte da ist" (Nr. 8 II S. 286 vgl. S. 88 Anm.).

Ober- und Unterkiefer hält v. Baer für die Extremitätenpaare des Kopfes; der Unterkiefer insbesondere soll aus der äusseren Fleischschicht des ersten oder der beiden ersten Kiemenbögen, aus der zugehörigen inneren Fleischschicht aber das Zungenbein hervorgehen (I S. 191 — 196, II S. 76. 84. 102). Den Schwanz endlich nennt v. Baer eine Verlängerung der Wirbelsäule, natürlich mit Muskeln und Haut, über die vegetative Abtheilung hinaus (II S. 287. 288), was auch die Anschauung aller späteren Embryologen blieb.

In ausführlicher Weise beschrieb Reichert die unter dem Centralnervensystem sich entwickelnden Theile des Froschembryo.* Nach Vollendung der Umhüllungshaut erscheint als erste Bildung die Wirbelsaite (Nr. 22 S. 12). Anfangs zwischen den Hälften des Centralnervensystems gelegen, hat sie sich später, „während die Urhälften des Centralnervensystems über ihr zur Vereinigung streben, scheinbar etwas tiefer gesenkt und ruht auf den Zellen des Keimhügels. Vorn und hinten gehen ihre Enden in die Vereinigungsstelle der Urhälften des Nervensystems so über, dass eine Abgrenzung nicht deutlich unterschieden werden kann“ (S. 14). Ueber die ursprüngliche vordere Ausdehnung der Wirbelsaite unter dem Hirne spricht sich Reichert am deutlichsten in einem späteren Aufsatze aus (Nr. 86 S. 457): „Die Wirbelsaite endigt also vorn ursprünglich an der späteren Stirnwand, und zwar nicht spitz, auch nicht knopfförmig, sondern einfach abgerundet.“ Im Bereiche des ersten Kopfwirbels verkümmert die Spitze der Wirbelsaite schon in dem noch schwanzlosen Embryo und hängt alsdann innigst der Hirnbasis an (Nr. 22 S. 18. 30, Taf. II Fig. 15). Die zweite unter dem Centralnervensystem entstehende Anlage sei das Wirbelsytem. „Dasselbe besteht ursprünglich, wie die Centraltheile des Nervensystems, aus zwei membranartigen Schichten des Keimhügels, welche zu beiden Seiten der Wirbelsaite jene Stelle einnehmen, die von den Urhälften des Nervensystems bei dem Streben zur gegenseitigen Vereinigung verlassen wird. Sie befinden sich also unterhalb der früher sogenannten Rückenplatten, dehnen sich der Länge nach ebenso weit aus und gehen vorn und hinten in einander über“ (S. 14). Diese „Urplatten des Wirbelsystems“ treten in dem Masse, als die Urhälften des Centralnervensystems näher zusammenrücken,

* Allerdings hat Reichert bereits in seiner vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes Beiträge geliefert zur Kenntniss der ersten Anlagen zwischen dem Centralnerven- und Darmsystem; da sie aber weder vollständig noch zusammenhängend sind und vielfach von den späteren Angaben abweichen, so glaube ich die letzteren für die endgiltigen halten und mich auf dieselben beschränken zu dürfen.

nach aussen hervor; ihr äusserer Rand „erweitert sich jederseits nach oben zur Rücken-, nach unten zur Visceralplatte; jene verräth das Bestreben, die Centraltheile des Nervensystems, diese die Dottermasse zu umwachsen, um auf diese Weise die obere und untere Wirbelröhre zu bilden. Das Wirbelsystem besteht also gegenwärtig aus einem mittleren Theile, welcher unter dem Centralnervensystem liegt und durch die Wirbelsaite in zwei gesonderte Hälften, die beiden Urplatten geschieden ist, und dann jederseits aus je zwei Seitentheilen, den Rücken- und Visceralplatten, welche unmittelbar von dem mittleren gleich zwei Schenkeln abgehen." Sehr bald zeigen sich die ersten Wirbelabtheilungen in den Urplatten, welche Sonderung auch im Kopftheile, also an der Schädelbasis sichtbar wird. „Hat man nämlich die Urhälften des Centralnervensystems abgenommen, so sieht man zuerst die beiden hinteren Wirbelabtheilungen des Kopfes, welche sich von denen des Rumpfes nur durch ihre Grösse etwas auszeichnen. Vor ihnen liegt die vorderste und grösste Abtheilung des Kopfwirbelsystems. Auf ihr zeigt sich jederseits eine Grube von der Lage des Augapfels (Taf. II Fig. 15), und nach vorn gehen die beiden Urhälften, als vorderer Schluss der Urplatten des ganzen Wirbelsystems, in einem Bogen in einander über, um die Anlage der Stirnwand zu formiren" (S. 16. 17). Nach der von Reichert selbst angezogenen Abbildung geschehe dies alles gleichfalls am noch schwanzlosen Embryo. Etwas später als in den Urplatten entwickeln sich die Wirbelabtheilungen in den Rücken- und Visceralplatten und sind „nicht allein auf das Skelett, sondern auch auf die Weichgebilde zu beziehen" (S. 32). Während aber die Rückenplatten über dem Centralnervensystem röhrenförmig verwachsen, vereinigen sich die Visceralplatten an der Bauchseite in gleicher Weise nur unter dem ersten und zweiten Kopfwirbel (1—2ten Visceralbogen), dann in der Gegend des Brust- und des Beckengürtels (Grundlage der Extremitäten) und an der Schwanzwurzel. „Am dritten Kopfwirbel aber, so wie an dem grössten Theile der Bauchhöhle geschieht die Vereinigung der Visceralplatten nicht durch Wachsthum nach unten, sondern durch eigenthümliche Schlussbildung zwischen den bestehenden vollständigen Abtheilungen der unteren Wirbelröhre; also zwischen dem zweiten Visceralbogen und dem Brustgürtel als Analogon des dritten Visceralbogens (Kiemenbogenträger) und zwischen dem Brust- und Beckengürtel nach Art der Musculi recti abdominis" (S. 17. 18). — Neben dem Wirbelsystem verdient an dieser Stelle noch das Reichert'sche Hautsystem genannt zu werden, welches als Anlage der künftigen Ober- und Lederhaut (S. 71) unter der vergänglichen Umhüllungshaut

eine zweite Hülle des ganzen Körpers bildet und, so lange die Wirbelröhren noch unvollendet sind, in der Gestalt der Membranae reunientes dieselben vorläufig abschliesst (S. 17). — Dass Reichert die Darmhaut aus einer ganz selbstständigen Anlage hervorgehen lässt (S. 35), wurde schon früher erwähnt. — Eigenthümlich ist nun nach der Reichert'schen Darstellung die Betheiligung der genannten „Systeme" an dem Aufbaue des Kopfes. Die Lücke, welche zwischen dem Keimhügel und der centralen Dottermasse entstand, soll im Rumpfe überall schwinden und nur im Kopfe als Mundhöhle bestehen bleiben. „Die sie von oben bedeckende, zurückgebliebene einfache Zellenschicht des Keimhügels liegt nun an der unteren Fläche der Schädelbasis, und hat sich auch über die innere Fläche der Visceralbogen ausgebreitet, wo die übrige Dottermasse nicht mehr vorhanden ist. In der Gegend aber, die dem dritten Schädelwirbel entspricht, und wo der dritte Visceralbogen sich hätte entwickeln sollen, befindet sich noch eine kleinere Partie des Dotters, welche gewissermassen einen Vorsprung in die Bauchhöhle bildet. Dieselbe umgibt an dieser Stelle von den Seiten und unten (oben ist der Rest des Keimhügels) die zur Mundhöhle sich verwandelnde Lücke des Dotters dergestalt, dass die Wandungen allmählig vom zweiten Visceralbogen ab bis zur Uebergangsstelle (Schlundöffnung) in die Hauptmasse des Dotters an Dicke zunehmen. Die hinterste Abtheilung der für die Mundhöhle bestimmten Lücke des Dotters wird auf diese Weise nach hinten immer enger, bis sie endlich an der künftigen Schlundöffnung mit dem Dotter des Bauches zusammenstösst. Hier beobachten wir nun folgende Bildungsprocesse. — Die der Lücke zugekehrte, innerste Zellenschicht setzt sich mit der vom Keimhügel restirenden Membran an den Visceralbogen und an der Schädelbasis in Verbindung, und formirt mit derselben eine Auskleidungsmembran (Schleimhaut?) der Mundhöhle. Unter ihr und zwar zwischen dem Schlusstücke des zweiten Visceralbogens und den Anfängen der Visceralplatten des Rumpfes entwickelt sich eine membranöse Verbindung, die zu den Seiten mit dem Hautsystem sich vereinigt und zum Kiemenbogenträger sich ausbildet. Obgleich sie seitlich an das Hautsystem stösst, so geht ihre Entwickelung nach meinen Untersuchungen vom zweiten Visceralbogen, also vom Wirbelsystem aus, und vertritt die Stelle des bei den niedern Wirbelthieren nicht zur Ausbildung gekommenen dritten Visceralbogens. Durch sie wird erst die Kopfvisceralhöhle vollständig konformirt, so zwar, dass seitlich zwischen dem zweiten Visceralbogen und der Visceralplatte des Rumpfes jederseits eine vom Hautsystem gegenwärtig bedeckte Spalte übrig bleibt, in welcher das Kiemen-

system sich entwickelt. — Der grösste Theil der Dotterzellen aber, welche wir als eine vorspringende Partie der Hauptdottermasse in der Bauchhöhle beschrieben haben, wird zur Bildung des centralen Theils des Gefässsystems angewendet; aus der unteren Mitte entwickelt sich das Herz, zu den Seiten die Aortenbogen" (S. 20. 21). An der äusseren Fläche der drei Aortenbögen verdicke sich alsdann das Hautsystem zu den drei Kiemenbögen, welche sich auf den Kiemenbogenträger stützen und mit ihren Erzeugnissen, den Kiemen selbst, der Cutis angehören.

Nach Vogt entsteht die Wirbelsaite erst nachdem die Rückenwülste ausgebildet sind; da er aber diese nach ihrer inneren Zusammensetzung für durchaus indifferente Theile hält, so gilt ihm die Wirbelsaite immerhin als erste bestimmte Organanlage (Nr. 26 S. 52. 60). Sie entstehe in der Längsaxe des Embryo unter der Rückenfurche in der übrigen indifferenten Zellenmasse vergraben und ende im Kopfe scharf begrenzt zwischen den beiden Ohrblasen (S. 41. 56). Die indifferenten Zellenmassen zur Seite der Chorda, welche nach oben als Rückenwülste sich zu einer vollständigen Röhre schliessen, setzen sich auch abwärts als Bauchplatten fort, die anfangs den Dotter nur halb umfassend eine weit auseinanderstehende Furche bilden (S. 56). Später verwachsen sie zu einem vollständig geschlossenen Sacke, welcher die centrale Dottermasse (Dotterkern Vogt) enthält und selbst nur noch von der Umhüllungshaut bedeckt wird. Der Dotterkern wird später von einer besonderen sackartigen Membran eingeschlossen, welche sich von der Innenfläche der Bauchplatten absondert und den Darm bildet (S. 57—58). Die Wirbelabtheilungen zeigen sich, „sobald die Wülste am Rücken geschlossen und der Schwanz zu sprossen beginnt, als gleichmässig von einander abstehende Furchen, welche, die Umhüllungshaut, die Chorda und die jetzt sich differenzirenden inneren Zentralorgane des Nervensystems ausgenommen, durch die ganze Dicke der Zellenmassen des Rumpfes durchsetzen" (S. 58). „Jede Wirbelabtheilung zerfällt mit dem Laufe der Entwickelung in drei gesonderte Schichten, Haut, Muskel und starres Gebilde, möge dieses nun blosses Knorpel- oder Knochengewebe sein" (S. 66). Den Kopftheil lässt Vogt im wesentlichen ebenso zusammengesetzt sein; er bestehe „aus einer breiten, mittleren Tafel, der Schädelbasis, welche nach oben in zwei einen Halbkanal bildende Blätter, die Rückenwülste, nach unten in zwei ähnliche, die noch ungetrennten Visceralbogen, sich umschlägt. Sobald beide sich geschlossen, stellen sie die beiden Hauptröhren dar, aus welchen das Wirbelthier sich zusammensetzt, nach oben das die Organe

der sensiblen Sphäre umschliessende Wirbelrohr, nach unten das die vegetativen Organe umfassende Visceralrohr" (S. 55). Die Kopfvisceralröhre sei aber eine von aussen entstandene Einstülpung der Rindenschicht (S. 57. 67).

ECKER beschränkt sich allerdings fast ausschliesslich auf die Beschreibung und Deutung der äusseren Erscheinungen; aber da diese Erklärungen vielfach anerkannt sind, so kann ich nicht umhin sie hier zu erwähnen. Wann die Rückenwülste eben erschienen sind und sich vorn bogenförmig vereinigt haben, bemerke man jederseits am äusseren Umfange dieses Bogens zwei kleine durch Kerben gesonderte Hervorragungen (Nr. 41 Taf. XXIII Fig. XVIII). Das erste Paar verlängert sich sehr bald vor- und abwärts und vereinigt sich zu einem das Hirnende umkreisenden Bogen. „Diese Erhebung, die Anlage des ersten Visceralbogens (später namentlich Unterkiefergürtel), umgrenzt eine flache Stelle unter dem vorderen Schlusse der Rückenwülste, welche später einen Theil des Gesichts bildet und deren mittlerer Theil bald einsinkt und am Ende durchbricht, um den vorderen Eingang zur Visceralhöhle zu bilden" (Fig. XIX. XX). Das zweite Paar sowie zwei weitere hinter ihm entstehende Paare von Wülsten reichen nur bis zu einer gewissen Grenze abwärts und sind die Anlagen der Kiemenbögen (Fig. XXII. XXIII). Die Entwickelung des Herzens im Boden der unter dem Kopfende befindlichen Visceralhöhle lässt ECKER ganz ebenso wie REICHERT erfolgen (Nr. 41 Fig. XXXI).

Mit REMAK beginnt die bestimmte Unterscheidung von Keimblättern auch am Batrachierembryo. Die Thätigkeit des mittleren Keimblattes schildert er folgendermassen. „Bevor die Medullarwülste sich zur Bildung des Medullarrohrs wieder nähern, hat sich schon aus dem Axentheile des mittleren Keimblattes unter der Rinne, welche die vergängliche Verbindungshaut der Medullarwülsste in zwei Seitenhälften scheidet, die dicke grosszellige Chorda gesondert. Ihr zugespitztes Kopfende reicht bis zur Basis des Vorderhirnes, ihr breites Hinterende hängt noch mit den Urwirbelplatten zusammen, welche wie beim Hühnchen anfänglich unter den Medullarwülsten liegend, bei deren Vereinigung ihnen als wallförmige Umgrenzung folgen. Diese Wälle erheben sich zur Umwachsung des Medullarrohrs am frühesten und stärksten im Bereiche des Rückenmarks; im Bereiche des Gehirns stehen sie weit aus einander und gehen hier ohne scharfe Grenze in die Sinnes- und Schlund- oder Kiemenplatten über. So weit sie sich im Bereiche des Rückens erheben, zerfallen sie durch Querfurchung in die sogenannten Urwirbel, die nach meiner Ermittelung (Fror. N. Not. 1845 Nr. 768. Ueber ein selbst. Darmnervensystem 1847 S. 23) zunächst blos die Anlage der

Wirbelmuskeln sind". „Die Muskelplatten sind unterhalb des Rückenmarks durch eine, die Chorda umhüllende Membran mit einander verbunden, welche die Anlage der Aorta so wie der Wirbelkörper enthält. An der Basis des Gehirns bildet die verdickte Fortsetzung jener Membran die Anlage des Schädelgrundes, die sich ununterbrochen in die Gesichts- und Kiemenplatten fortsetzt" (Nr. 40 S. 153. 154). Vorn am Kopfe sieht nämlich Remak gleich Ecker zwei Wülste hinabwachsen; der erste soll sich in Gestalt einer Leiste zur Seite des Hirns rückwärts verlängern, den zweiten oder den Kiemenwulst aus seiner Berührung mit dem Hirne verdrängen und endlich alle Sinnesorgane in sich aufnehmen und umhüllen. Aus diesem Grunde nennt Remak diesen ersten Wulst die Gesichts- oder Sinnesplatte (S. 149. 150). Der Kiemenwulst zerfällt in die Kiemenbögen, indem erst drei äussere Rinnen entstehen, denen ebenso viele entsprechende rinnenförmige Ausstülpungen des Drüsenblattes entgegenwachsen; die zwei hinteren Kiemenspalten werden nur von innen her angelegt (S. 155). — „Der an die Muskelplatten grenzende peripherische Theil des mittleren Keimblattes entspricht durchaus den Seitenplatten des Hühnchens, da er sich durch Spaltung in Haut-, Mittel- und Darmfaserplatten sondert" (S. 154). „Nachdem die Spaltung der Seitenplatten erfolgt ist, werden die Urnieren und die Muskelplatten des Rückens an ihrer Aussenfläche von den Hautplatten umwachsen, die sich nunmehr als die Anlage der bindegewebigen Unterhaut erweisen. Im Bereiche des Schwanzes findet eine solche Umwachsung nicht statt hier ist sofort nach Schliessung des Medullarrohrs die Anlage der Muskelplatten von einer Zellenschicht bedeckt, welche als Fortsetzung der Seitenplatten die Schwanzflosse bildet. Das Aehnliche gilt von dem Kopfende der Larve: auch hier wird das Hirnrohr schon während seiner Schliessung von einer weichen Zellenschicht umhüllt, welche mit den Gesichts- und Kiemenplatten und so mittelbar auch mit den gespaltenen Seitenplatten im Zusammenhange sich befindet. Die aus der Spaltung der Seitenplatten hervorgegangene Lücke ist die Anlage der grossen serösen Höhle (Pleuroperitonealhöhle)" (S. 155). Die Extremitäten und Bauchmuskeln hält Remak ebenfalls für Erzeugnisse der Hautplatten (S. 156).

Stricker hat die Embryonalanlagen zwischen dem oberen Keimblatte oder seinen zwei ersten Blättern und dem Darmblatte eigentlich nur im Kopfe untersucht. Das motorische (mittlere) Blatt, welches im Rumpftheile aus der axialen Wirbelsaite und den etwas verdickten Seitentheilen bestehe, verschmelze unter der Hirnanlage zu einer einfachen Zellenlage (Schädelbasis); diese besitze an Stelle der Chorda zuweilen eine Zellenanhäufung, die aber

auch oft fehlt, „und gegenüber dem bestimmten Charakter, welchen die Chorda auf dem Querschnitte schon bei ihrem ersten Auftreten zeigt, ist es uns kaum gestattet dieselbe noch am vordersten Hirnende zu suchen“ (Nr. 55 S. 62. 63). Bald aber erscheine im Kopfende „zwischen dem motorischen Blatte und den seitlichen Verlängerungen der Nervenanlage jederseits eine kleine Zellengruppe“ (S. 63. 64); später entwickele sich ein zweites Paar solcher Zellenmassen, welche jedoch nicht dem motorischen Keimblatte angehören, sondern nur auf ihm entstanden sein sollen (S. 69). „Das vordere Paar umfasst jederseits den abgerundeten Winkel, welcher durch die seitliche Ausbuchtung des vorderen breiten Endes der Rückenfurche gebildet wird (die Anlage der Augenblasen), „und dehnt sich sodann, indem es nach vorn zu wächst, derart aus, dass jeder Theil die vordere Grenze der centralen Nervenanlage erreicht und in der Mittellinie mit seinem Gespann zusammentrifft“ (S. 64). Das vordere Plattenpaar bildet also „gleichsam eine aus zwei Hälften bestehende Spange für das vordere Ende des centralen Nervensystems, deren Enden sich über die Augenblasen nach rückwärts erstrecken“. Durch die allgemeine Gestaltveränderung des Embryo wird auch das Plattenpaar beeinflusst; es nimmt dann durch Verschiebung folgende Lage ein. „Je ein Theil der Platte beginnt hinter der Augenblase, umkreist deren hinteren und unteren Umfang und gelangt sodann an die vordere untere Begrenzung des centralen Nervensystems, an dessen Mittellinie sich beide Theile berühren. Von der ganzen vorderen unteren Grenze des Hirns ausgehend, wuchern nun beide Theile nach abwärts, um so die vordere Grenze des Thierchens zu verlängern; andererseits geht aber von jedem hinter je einer Augenblase gelegenen Theile der Platten eine Zellenwucherung aus, welche über die Augenblase hinweg nach vorne schreitet, und diese soweit umwächst, dass nur an der vorderen Peripherie eine kleine Stelle frei bleibt, wo die Augenblase an das nach vorne gelegene Geruchsorgan grenzt“ (S. 65). Das zweite Plattenpaar entstehe an der Stelle, wo etwas später das Gehörbläschen sichtbar werde. Es sei anfangs vom motorischen Keimblatte und dem ersten Plattenpaare durchaus geschieden; „wohl besteht aber diese Trennung nicht lange, sondern bei einigermassen vorgerückten Larven setzt sich die vordere Platte ununterbrochen nach rückwärts fort“ (S. 71). Das zweite Plattenpaar wuchert hinter dem ersten abwärts und bildet den zweiten Visceral- oder Kiemenbogen. Beide Paare nennt Stricker Schlundschienen; hinter ihnen entwickeln sich später noch andere Plattenpaare, welche die Kiemen erzeugen. Aus dem ganzen Aufsatze, besonders aber aus einigen Stellen desselben (S. 70.

74) geht zur Genüge hervor, dass nach STRICKER's Ansicht die ursprüngliche einfache Zellenlage des mittleren Keimblattes, welche unter der Hirnanlage sich befand, nur die dünne Membran bildet, welche auch später noch in der Mitte des Schädelgrundes angetroffen wird, während alle übrigen festen und weichen Gebilde des Kopfes, welche weder zum oberen Keimblatte noch zum Darmblatte gehören, wenigstens bis zu den Ohrkapseln aus dem ersten Schienenpaare hervorgehen. TÖRÖK glaubt diese Ansicht bestätigen zu können (Nr. 58 S. 7. 9) und behauptet in seinem zweiten Aufsatze noch ganz besonders, dass das erste Schienenpaar vorn verschmilzt, aber in der Mitte dieser Verbindung von der Mundbucht durchbrochen werde, sodass über derselben ein Theil der Schienenmasse als vordere Schädelbasis verbleibe, der andere Theil aber darunter zum Unterkiefer werde (Nr. 59).

v. BAMBECKE nimmt die REMAK'sche Eintheilung des mittleren Keimblattes in Wirbelsaite, Urwirbel und die peripherischen Seitenplatten an; über das weitere Verhalten der Urwirbelplatten theilt er aber einige Beobachtungen mit, welche wesentlich mit meinen, schon vor dem Bekanntwerden der v. BAMBECKE'schen Abhandlung mitgetheilten Beobachtungen* übereinstimmen. Die Urwirbelplatten sollen nämlich nur in ihrem centralen Theile die Muskelanlagen enthalten, dagegen an ihrer inneren und äusseren Fläche Zellenschichten absondern, welche anderen Zwecken dienen. Die innere Schicht, welche zwischen den Muskeln und dem Rückenmarke liegt, liefere die Wirbel; die äussere, die Muskeln bedeckende „dorsale Hautplatte" (lame cutanée dorsale) verbindet sich abwärts mit der REMAK'schen Hautplatte oder der äusseren Schicht der Seitenplatten, aufwärts wuchernd aber mit der wirbelbildenden Zellenlage, worauf beide das Rückenmark oben umwachsen (Nr. 63 S. 52. 54). Im Kopfe gebe es keine gesonderten Anlagen des mittleren Keimblattes, sondern alle die Theile, welche den Urwirbeln des Rumpfes entsprechen, also das Hirn aufwärts umwachsen und die abwärts gerichteten Visceralfortsätze entwickeln, bilden zusammen eine unterschiedslos zusammenhängende Zellenmasse, in welcher erst später die histiologischen Sonderungen vor sich gehen (S. 53).

* Mein Aufsatz (Nr. 64) erschien im Anfange des Jahres 1869; der Band der Mémoires couronnés etc. der Brüsseler Akademie, welcher v. BAMBECKE's Abhandlung enthält, war, obgleich zum Jahre 1868 gehörig, im Jahre 1869 noch nicht veröffentlicht worden. Durch die ausnehmende Güte des Verfassers erhielt ich jedoch im Winter $18^{69}/_{70}$ einen Separatabdruck jener Abhandlung.

Um den innigen Zusammenhang der ersten Entwickelungsvorgänge im Eie anschaulich zu machen, habe ich bereits im vorigen Abschnitte einiges aus der Entwickelungsgeschichte des mittleren Keimblattes anführen müssen. Ich zeigte, wie der dorsale Abschnitt des genannten Blattes vorherrschend die Flächenausdehnung desselben, also die Umbildung aus der Gürtelform zu einer geschlossenen Blase besorgte, während die Embryonalzellen des sich träger ausbreitenden, daher einige Zeit dickeren ventralen Abschnittes in den Rückentheil hinaufrückten und sich im Axenstrange ansammelten. Diese Zellenauswanderung, welche, wie schon mehrfach bemerkt, in erster Linie nicht einer Lebenserscheinung, sondern dem mechanischen Auseinandergedrängtwerden der sich theilenden Embryonalzellen entspringt, offenbart sich zuerst an den der Darmhöhle zunächst liegenden Theilen und pflanzt sich alsdann bis auf die eigentliche Bauchseite fort. Sie bewirkt in dieser Reihenfolge einmal die deutliche Absonderung des Blattes von der Dotterzellenmasse und ferner eine Verdünnung der von ihr betroffenen Theile. Wenn aber diese Veränderungen kaum begonnen haben, vollzieht sich im Axenstrange die Absonderung der Wirbelsaite (*Taf. III Fig. 57. 58*). Was die Ursache derselben sei, ist nicht leicht zu erkennen; ich will es daher nur als Vermuthung aussprechen, dass der Druck des gegen das obere Keimblatt vorragenden Axenstranges die später unläugbar innige Verbindung der beiden Keimblätter bewirkt, und dass dieser Zusammenhang zu einer Zeit, wo das Darmblatt dem mittleren Keimblatte auch noch ziemlich fest anhängt, gleichsam eine feste mediane Scheidewand in dem letztgenannten Blatte erzeugt, von welcher die anstossenden Seitentheile sich absondern müssen, weil ihre Elemente nicht ruhig liegen bleiben, sondern durch die andauernde Zellenanhäufung in beständigem Ortswechsel erhalten werden. Mag man nun dieser Ansicht über die Entstehung der Wirbelsaite beitreten oder nicht, den Werth einer solchen medianen Scheidewand zwischen den Seitentheilen des mittleren Keimblattes hat die Wirbelsaite für die folgende Zeit jedenfalls. Die sie unmittelbar einfassenden Ränder jener Seitentheile sind auch schon verdickt, aber noch in einer sehr mässigen seitlichen Ausdehnung. Während nun die Zelleneinwanderung fortdauert, und damit diese Verdickung auf Kosten der sich verdünnenden peripherischen Theile zunimmt, ordnen sich die Elemente der letzteren, welche früher locker und mehrfach über einander lagen, allmählich in zwei einfache Zellenlagen an, welche durch spaltartige Räume untereinander und von ihrer Umgebung deutlich abgegrenzt erscheinen (*Taf. III Fig. 58. 62*). Auch diese Entwickelung setzt sich von den

Seiten der Darmhöhle erst allmählich bis an die Bauchseite fort. Im Rücken lassen sich die beiden Lagen bis in die verdickten Ränder des mittleren Keimblattes verfolgen, wo sie zu einer Falte verbunden bleiben, in deren Innenraume sich die neu hinzukommenden Zellen ansammeln (*Taf. IV Fig. 67. 68*). Denn da an eine freie Zellenbildung zwischen den beiden Zellenlagen schon wegen des Mangels eines freien Raumes, wo die Bildung vor sich gehen könnte, nicht gedacht werden kann*, so muss man annehmen, dass bei der Unmöglichkeit einer Flächenausbreitung jener Schichten eine Anzahl der stets neu anrückenden Zellen aus dem Zusammenhange der Blätter hinausgedrängt und so ihnen zur Seite angehäuft wird. Will man nun schon auf dieser Entwickelungsstufe die unter der Axenplatte liegenden Seitentheile des mittleren Keimblattes als Segmentplatten von der weiteren peripherischen Fortsetzung oder den Seitenplatten (Remak) unterscheiden, so muss hervorgehoben werden, dass die ersteren anfangs nur in ihrem medialen verdickten Abschnitte sich vor den Seitenplatten auszeichnen, und diese wiederum nur in ihren oberen, der Darmhöhle zunächst liegenden Abschnitten bereits die Sonderung in zwei Blätter zeigen, an der Bauchseite aber noch aus dem vollständig ungesonderten Keimblatte bestehen. So zeigt sich also an einem und demselben Querschnitte die allmählich fortschreitende Entwickelung des mittleren Keimblattes aus dem ursprünglichen, indifferenten Zustande, wo die Zellen in mehrfachen Schichten ungeordnet neben einander liegen, zu der Anordnung in zwei Blätter und endlich zu der Zellenansammlung zwischen denselben in einem einzigen, noch ununterbrochenen Verlaufe (*Taf. V Fig. 92*). Erst allmählich füllen sich die faltenförmigen Segmentplatten so weit mit Zellen, dass ihre Verdickung stets in genauer Anpassung an das untere Relief der Axenplatte bis zum seitlichen Rande der letzteren reicht, und ihr innerer Rand die Höhle der früher vorragenden, theils rundlichen, theils leistenförmigen Wirbelsaite erreicht. Die vollständige Entwickelung der Seitenplatten erfolgt aber noch weit später. Was ich aber bisher beschrieb, bezieht sich zur Zeit nur auf den grösseren, mittleren Theil des Rückens. Denn hinten, gegen die Rusconi'sche Oeffnung hin, sind die geschilderten Sonderungen noch nicht eingetreten, und im vordersten Kopftheile fliessen die Segmentplatten und die Wirbelsaite zu einer einfachen

---

* Ich weise eine solche Annahme hier deswegen ausdrücklich zurück, weil sie bei den Embryonen der höheren Wirbelthiere, deren sogen. Urwirbel sehr scharf begrenzte und allmählich sich ausfüllende Höhlen enthalten, sich leicht empfehlen könnte.

Zellenlage zusammen, welche am Rande des Kopftheils gleich den übrigen Segmentplatten in die Seitenplatten übergeht (*Taf. III Fig. 59. 60, Taf. IV Fig. 63. 64. 70. 71. 78, Taf. V Fig. 81. 82. 95—97*). Ob nun die frühzeitige starke Ausbildung der Hirnplatte als die Hemmungsursache jener theilweisen Verkümmerung der medianen Theile des mittleren Keimblattes anzusehen ist oder nicht, jedenfalls steht so viel fest, dass die Entwickelung der Axenplatte und diejenige der Segmentplatten nebst der Wirbelsaite in einem innigen Wechselverhältnisse stehen, so dass die stärker ausgebildeten Stellen des einen Theils mit einer schwächeren Ausbildung des anderen zusammenfallen und umgekehrt.

Nach dieser allgemeinen Uebersicht will ich die Einzelheiten der Entwickelung des mittleren Keimblattes nach der schon bei der Axenplatte befolgten Methode verfolgen.

Erste Entwickelungsstufe (*Taf. IV Fig. 63—70*). Dort, wo die Segmentplatten aus dem Randwulste der Rusconi'schen Oeffnung in den Schwanztheil des Rückens eintreten, erscheinen sie als sehr ansehnliche Polster, ein wenig breiter als hoch, deren mediale obere Flächen mit der dazwischen liegenden Wirbelsaite eine gleichmässig ausgehöhlte, flache Mulde zur Aufnahme der ungetheilten Axenplatte bilden, und deren äussere Theile in sanfter Krümmung in die Seitenplatten übergehen. Beim Uebergange in den Rumpftheil erhebt sich der innere Rand und sinkt die äussere Kante der Segmentplatten, sodass zwischen beiden jederseits eine flache Einsenkung für die entsprechende Medullarplatte entsteht. Die Wirbelsaite liegt, so lange die Rückenrinne sichtbar ist, unter dem Niveau der inneren Ränder der Segmentplatten; sie ist schmäler und höher geworden als früher, indem die vorher runden Zellen, von denen drei auf die Breite der Wirbelsaite gingen, nunmehr in die Quere gestreckt und so über einander geschichtet sind, dass immer je zwei, in der Medianebene ziemlich regelmässig zusammenstossende Zellen auf die Breite der Wirbelsaite kommen. Je näher zum Kopfe desto niedriger und breiter werden die Segmentplatten; im hinteren Kopftheile werden sie durch die unteren Vorragungen der Hirnplatte namentlich in ihrer Mitte eingedrückt, im abgebogenen Kopftheile mehr gleichmässig abgeflacht. Wenn aber die Segmentplatten des Kopfes auf diese Weise in ihren grösseren medialen Abschnitten am Wachsthume gehindert erscheinen, so fehlt doch ein solches nicht ganz, indem die neu hinzukommenden Zellen über der äusseren Kante der Platte in den eben entstehenden Wulst ausweichen und die Falte, welche am Rumpfe geschlossen

bleibt, ausfüllen. Diese Zellenansammlung lässt sich nur an der Seite des Kopfes, nicht an seinem vorderen Umfange nachweisen und fängt schon in diesem Stadium an, an einer Stelle selbstständig zu werden; doch will ich diesen Vorgang erst eingehender betrachten, wenn er allgemein geworden ist, und hier nur feststellen, dass die Zellenmasse des mittleren Keimblattes, welche das Innere des Wulstes am Kopfe einnimmt, ursprünglich eine Wucherung der Segmentplatten ist. — Ich bemerke noch, dass zu derselben Zeit die Wirbelsaite noch nicht bis zur Mitte des Kopfes sichtbar geworden ist, und dass in seiner vorderen Hälfte noch immer eine einfache Zellenlage sich unter der Hirnanlage hinzieht.

Zweite Entwickelungsstufe (*Taf. IV Fig. 71—80, Taf. V, VI*). In dieses Stadium fällt die Umbildung der leistenförmigen Wirbelsaite zu einem cylindrischen Strange und die Differenzirung der Segmentplatten. Jener erstgenannte Entwickelungsprocess beginnt bald früher bald später, ohne nachweisbaren Zusammenhang mit dem anderen oder den Veränderungen der übrigen Anlagen. Die scheinbar so einfache Umbildung, welche eigentlich nur in einer Abrundung der vier Kanten der ursprünglichen Wirbelsaite besteht, beruht nicht wie in ähnlichen Fällen auf einer Anpassung an die Umgebung, sondern erfolgt unter theilweiser Ablösung der Wirbelsaite von den sie berührenden Theilen und vermittelst einer ganz bestimmten, höchst subtilen Umlagerung ihrer Elemente. Da ich aber für diesen ganzen Vorgang Ursachen in der nächsten Umgebung der Wirbelsaite nicht entdecken konnte, so will ich ihn auch ausserhalb der allgemeinen Darstellung, aber im Zusammenhange mit der ganzen übrigen histiologischen Entwickelung der Wirbelsaite in einem besonderen Abschnitte abhandeln. Hier sei nur bemerkt, dass der viereckige Querdurchschnitt erst fassartig, dann elliptisch und endlich kreisrund wird; und zwar beginnt die Umbildung im vorderen Körpertheile, an der Grenze des Kopfes und setzt sich zuletzt in das Schwanzende fort.

Zur Seite der Wirbelsaite wird die Masse der Segmentplatten in der Weise median- und aufwärts verschoben, dass die früher äussere Kante derselben, beständig in den Winkel des Wulstes hineingepresst, zu einer oberen wird, von der aus eine laterale Fläche zu den Seitenplatten und eine mediale zum inneren Rande hin dachähnlich abfallen. Dadurch wird der Durchschnitt der Segmentplatten ein nahezu dreieckiger. Während dieser Umbildung werden die zwei ursprünglichen Schichten der Segmentplatten, zwischen denen die Zellenansammlung begann, theils ganz undeutlich, theils tritt an ihre Stelle eine kon-

nuirliche, jene innere Zellenmasse umschliessende Rindenschicht, welche jedoch, wie ich später zeigen werde, nicht ohne weiteres als eine einfache Erweiterung der ursprünglichen, faltenförmigen Segmentplatte angesehen werden darf. Im Kopftheile erfolgt die Zellenansammlung nicht in der ganzen Breite der Segmentplatte, sondern vorherrschend an der äusseren oberen Kante, von wo aus sie in den schon mehrfach erwähnten Raum des Wulstes in dem Masse hinein wächst, als derselbe sich entwickelt. Die Beobachtung lehrt aber, dass diese angesammelten Zellen nicht etwa zwischen den beiden Segmentschichten liegen, von denen die äussere in eine scharfkantige Falte wäre ausgezogen worden; sondern dass die innere Schicht unverändert darunter hinwegzieht, die äussere dagegen unmittelbar in jene Zellenwucherung übergeht, welche wie eine Verdickung oder wie ein Auswuchs derselben erscheint (*Taf. IV Fig. 64. 72, Taf. V Fig. 82*). Bisweilen scheint diese Neubildung allerdings ausserhalb der vollständigen Segmentplatte zu liegen (*Taf. IV Fig. 66*); da aber dieser Befund selten und niemals im Anfange der Zellenansammlung anzutreffen ist, so kann er die Abstammung der fraglichen Zellenmassen von der äusseren Schicht der Segmentplatte nicht in Zweifel setzen und stellt offenbar nur eine ungewöhnliche Form ihrer nachträglichen Absonderung vom Mutterboden dar. Gewöhnlich geschieht dies in der Weise, dass die sich ablösenden Zellenmassen in der äusseren Schicht der Segmentplatten entsprechende Lücken zurücklassen, welche erst nach einiger Zeit sich ausgleichen und dadurch die Zeichen für die ursprüngliche Zusammengehörigkeit beider Anlagen verwischen (*Taf. V Fig. 91, Taf. VI Fig. 111. 112*).

Die wichtigste Umbildung der Segmentplatten ist jedenfalls ihre Gliederung in diejenigen Theile, von denen sie den Namen erhalten, die Segmente*. Dieser merkwürdige Process beginnt zur Zeit, wann die Cerebromedullarfurche im Kopftheile entwickelt ist, in der Gegend des Hinterkopfes, ob aber innerhalb des letzteren oder des angrenzenden Rumpftheils, vermag ich nicht anzugeben; von dort aus setzt sich die Theilung nach den beiden Körperenden fort, erreicht aber das Kopfende früher, als sie nur in die Nähe des Schwanzendes gelangt ist. Die Segmente entstehen in der Weise, dass die Platten rechtwinkelig zur Medianebene in schmale Leistchen zerfallen, welche aber mit ihren unteren,

* Seitdem ich nicht nur an den Embryonen der Batrachier, sondern auch an denen der Knochenfische, Reptilien, Vögel und Säugethiere entdeckt habe, dass die Wirbelsäule nicht unmittelbar aus den Segmenten hervorgeht, habe ich die alte Benennung der „Urwirbel“ ganz aufgegeben und jenen allgemeineren Ausdruck gewählt.

äusseren Enden noch mit den Seitenplatten zusammenhängen. Die Theilungen beider Körperseiten korrespondiren ziemlich genau mit einander. Die einzelnen Vorgänge bei diesen Quertheilungen habe ich allerdings bei den Batrachiern weniger deutlich verfolgen können, weil es nicht leicht ist, an ihren Embryonen Sagittalschnitte auszuführen, welche beide Schichten der Segmentplatten senkrecht träfen. Doch glaube ich, dass die Batrachier in dieser Hinsicht sich nicht von den Amnioten und Knochenfischen unterscheiden werden, bei denen ich die Segmente erst nur durch Einkerbungen von oben nach unten, und dann durch spaltförmige Fortsetzungen derselben sich von einander scheiden sah. Und da die sich theilenden Segmentplatten bereits in eine Rindenschicht und eine innere Kernmasse gesondert sind, so müssen auch die Segmente von Anfang an diese Theile besitzen. Nur ist es bei der anfangs geringen Breite der Segmente von höchstens zwei Zellen schwer, diese Anordnung an Längsschnitten, welche die Segmentirung zeigen, ebenso deutlich wie an Querdurchschnitten zu erkennen. Dies wird erst möglich, wenn die Segmente in dem Masse als die Länge des Rückens überhaupt zunimmt, sich von der Seite zur Medianebene zusammenziehen, dagegen nach vorn und hinten ausdehnen (*Taf. VI Fig. 100. 101*).

Eine besondere Erwähnung verdienen hier schon die vier vordersten Segmente, welche die Ausdehnung und die Grenzen des Kopfes bestimmen, während der allmähliche Uebergang der Hirn- und Sinnesplatte in die Medullarplatte des Rückens zu breit ist, um mehr als eine ganz allgemeine Eintheilung abzugeben. Um ein klares Bild von diesen Segmenten des Kopfes und ihrer späteren Umbildung zu entwerfen, muss ich etwas weiter ausgreifen und zum Theil an frühere Beschreibungen erinnern (ausser den schon citirten Abbildungen *Taf. III Fig. 45. 50. 51*). — Man vergegenwärtige sich einen Embryo aus der Zeit, wann die Rückenfurche noch offen steht. Die Rückenbildung, insofern sie vom Fusse der Rückenwülste an über die ursprüngliche Oberfläche hervorragt, ist in der Mitte des Körpers am stärksten zusammengezogen, schmal und hoch und nach aussen steil abfallend; der darunter befindliche Bauchtheil ist im Uebergange zum schmalen Rücken gleichfalls von der Seite her etwas zusammengedrückt, und das Ganze gibt einen birnförmigen Querschnitt. Nach beiden Körperenden hin nähern sich die Querschnitte dagegen wieder der Kreisform, indem am Schwanzende die Höhe und Zusammenziehung des Rückens abnimmt, am Kopfe aber durch eine stärkere seitliche Ausladung der Wülste der schroffe Uebergang vom Rücken zum Bauchtheile ausgeglichen wird. So treten also dort die vom Rumpfe etwas eingedrückten Flanken wieder stärker hervor, wodurch ihr durch einen wulstigen

Rand bezeichneter Uebergang zur vorderen und hinteren Fläche des Körpers, in welche die Rückenbildung scharf umbiegt, um so ausgeprägter erscheint. Und zwar kann diese Erscheinung bisweilen so gleichartig an beiden Körperenden auftreten, dass die Unterscheidung derselben am unberührten Embryo sich nicht auf den ersten Blick ergibt. Am Schwanzende verwischt sich dieses Bild aber sehr bald, während es am Kopfende den Ausgangspunkt für die weitere Entwickelung darstellt. Jeder Frontalschnitt lehrt nun, dass jener wulstige Rand, welcher das abgestumpfte Kopfende umschreibt, nicht der Ausdruck einer soliden, etwa vom dorsalen Kopfwulste auslaufenden Bildung ist, wie man bisher häufig annahm, sondern durch eine Ausbauchung der unveränderten und aus allen drei Keimblättern zusammengesetzten Körperwand des Embryo entsteht*. Und zwar entspricht diese seitliche Knickung der embryonalen Wand der Darmhöhle durchaus der winkeligen Umbiegung des Rückens, ist eigentlich nur eine seitliche Fortsetzung derselben, was innen aus dem vom Rücken her an den Seiten abwärts fortlaufenden Flächenwinkel des Darmblattes klar hervorgeht, während äusserlich die Wülste den Zusammenhang der Biegung am Rücken und an den Seiten verdecken. Weiter abwärts werden die Schenkel dieser Ausbiegung ganz unbestimmt, und ich konnte eine bogenförmige Vereinigung derselben nicht nachweisen. Allerdings entsteht am unberührten Embryo der Schein einer solchen Vereinigung, indem jederseits eine dunkler gefärbte Verdickung der Deckschicht sich bemerkbar macht, welche im Anschlusse an die abwärts verstreichende Ausbiegung der Körperwand die wulstförmige Vorragung in einem Bogen nach unten und vorn bis zur Medianebene fortsetzt. Aber diese Verdickungen der Deckschicht oder die Anlagen der sogen. Haftorgane bleiben eine rein äusserliche Bildung, welche ohne nachweisbaren Einfluss auf die Entwickelung des Kopfes besteht. Immerhin dient sie dazu, die von jener Ausbiegung eingeleitete Abgrenzung zu vollenden sodass von beiden gemeinsam eine rundliche Platte umschrieben wird, welche durch ihre ausgeprägte Abbiegung von der oberen und seitlichen Fläche des Embryo die vordere Abstumpfung desselben hervorruft. Diese Platte, welche die abgebogene Hirnpartie enthält, stellt schon in diesem Entwickelungsstadium eine vordere Kopfhälfte dar; in ihrem ganzen Umfange schliesst sich die hintere

* Die embryonale Körperwand, welche überall den ganzen Keim, die zwei Keimschichten oder drei Keimblätter begreift, entspricht durchaus der „Keimhaut" der älteren Embryologen; doch halte ich diese besondere Bezeichnung, namentlich bei Batrachierembryonen, nicht für nöthig.

Kopfhälfte an, welche man sich zur selben Zeit als einen Gürtelabschnitt der übrigen Körperwand denken muss, der am Rücken die hintere Hirnhälfte enthält und dann seitlich und abwärts sich bedeutend verschmälert, um in der Gegend der Haftorgane in die vordere Kopfhälfte überzugehen. Man könnte also die Anlage des ganzen Kopfes durch einen Schnitt, welcher hinter dem vierten Segmente einsetzt, und schräg nach vorn und unten ausfährt, vom übrigen Körper trennen. Dieser Abschnitt muss um so flacher ausfallen, je jünger und kugeliger der Embryo ist; später verändert er sich namentlich durch das Hervorwachsen des vom Hirne eingenommenen oberen Theils, wodurch der früher steil aufgerichtete untere Theil nach vorn umgelagert und ausgedehnt wird.

Ich will jetzt in die geschilderten äusseren und allgemeinen Formen der Kopfregion die einzelnen inneren Theile eintragen. Das Hirn mit seiner vorn abgeplatteten Retortenform ist bereits bekannt, und sind daher wesentlich die für die Erkenntniss der Architektonik des Kopfes so wichtigen Anlagen des mittleren Keimblattes zu betrachten. Sobald die Absonderung der Chordaanlage vollendet ist, durchsetzt sie nicht nur die hintere Kopfhälfte, sondern zieht sich mit einer entsprechenden Krümmung über die Umbiegungsstelle hinaus in die dünne Unterlage der vorderen Hirnabtheilung hinein. Diese stark verschmächtigte, jedoch vollkommene Fortsetzung der Wirbelsaite geht aber allerdings eine ganz kleine Strecke nach ihrer Abbiegung in eine blosse Zellenanhäufung über, welche als mediane, strangartige Verdickung des mittleren Keimblattes bis zum Grunde der die vordere Hirnhälfte darstellenden Tasche, aber niemals darüber hinaus bis zur Oberhaut oder, wie Reichert sich ausdrückt, bis zur Stirnwand reicht (*Taf. IV Fig. 77*, *Taf. V Fig. 81*, *Taf. VI Fig. 100*). Diese Fortsetzung der Wirbelsaite entspricht also dem ganzen, erst bogenförmigen, dann vorn rechtwinkelig geknickten Verlaufe der Rückenaxe, welche aber, wenn man darunter naturgemäss nur eine gemeinsame Richtungslinie der dorsalen Anlagen versteht, mit der rechtwinkeligen Abbiegung aufhört und nicht der bogenförmigen vorderen Aufkrümmung der Hirnplatte folgend gedacht werden darf; um so weniger, als auch die Hirnaxe, wie es später noch erörtert werden soll, in der senkrecht nach unten abgebogenen Richtung aufhört. Uebrigens ist der Bestand jener unvollkommenen Fortsetzung der Wirbelsaite nur von kurzer Dauer, und nach ihrer Rückbildung zieht sich auch die vollständig entwickelte umgebogene Chordaspitze so weit zurück, dass sie endlich nicht weiter als bis zur Umbiegungsstelle reicht, also ihre

ursprüngliche Krümmung verliert (*Taf. II Fig. 36. 38*). — Seitlich eingefasst wird die Wirbelsaite von den Segmenten, welche im Kopfe sehr bald nach dem Beginne der ganzen Gliederung fertig sind und alsdann die schon geschilderte Gestalt besitzen, nämlich in dem grösseren medialen Theile breit und niedrig sind, an ihrer oberen Seitenkante aber mit den umfänglichen Auswüchsen ihrer äusseren Schicht in den Kopfwulst hineinragen. Da diese Zellenwucherung von der Segmentirung mitbetroffen wird und darauf von ihrer Unterlage sich ablöst, so gehen daraus selbstständige Stücke, eben die äusseren oder lateralen Segmente, hervor, welche nach Zahl und Lage dem Reste der ursprünglichen oder den inneren Segmenten (Stammsegmente) entsprechen. Da diese Sonderung, welche die wichtigsten, dem mittleren Keimblatte angehörigen Anlagen des Kopfes ausschliesslich herstellt, auf die vier ersten Segmentpaare beschränkt ist, so ist die hintere Kopfgrenze schon in früher Zeit ganz bestimmt abgesteckt. — Die drei hinteren inneren Kopfsegmente liegen an jenem Abschnitte der Wirbelsaite, welcher als eine auch in der Richtung ununterbrochene Fortsetzung ihres Rumpfabschnittes die hintere Kopfhälfte bis zur Umbiegungsstelle durchzieht; die zugehörigen äusseren Segmente nehmen vom hintersten oder vierten bis zum zweiten an Grösse zu, und da sie über die Seitenlinie des Rumpfes hinausragen, bedingen sie eine seitliche Ausladung des dorsalen Kopftheils und überhaupt sein vorgewölbtes Relief. Solange sie aber unter das Niveau des Rückens noch nicht hinabgehen, verläuft die seitliche Körperwand noch gleichmässig eingebogen vom Rumpfe nach vorn bis zur bogenförmigen Erhebung, deren Grat als Grenze beider Kopfhälften zugleich der vorderen Grenze des zweiten inneren und äusseren Segmentpaars entspricht. Die genannten drei Segmentpaare (innere und äussere) gehören also vollständig der hinteren Kopfhälfte an.

Die vordere Kopfhälfte enthält das erste innere und äussere Segmentpaar. Das innere beginnt eigentlich an der Umbiegungsstelle und liegt mit einem Theil seiner Basis noch in einer Ebene mit den hinteren Segmenten (*Taf. VI Fig. 99. 105*); weil aber seine Seitentheile und seine spätere Ausbreitung sowie die zugehörigen äusseren Segmente unter und vor der Umbiegung der Rückenaxe sich befinden, so rechne ich es ganz zur vorderen Kopfhälfte, woselbst es sich in einer indifferenten dünnen Zellenschicht verliert. Die beiden äusseren Segmente schmiegen sich seitlich dem Hirne so an, dass die Grundflächen aller drei Theile in einer Flucht liegen; ihre äusseren Ränder reichen bis zur seitlichen Grenze der ganzen Kopfhälfte, sodass die letztere als eine Fortsetzung

bloss des eigentlichen Rückentheils der hinteren Kopfhälfte mit Ausschluss besonderer Seitentheile erscheint. Es wird also auch die dünne Zellenlage, welche in der ganzen Breite der vorderen Kopfhälfte unter dem Hirne und den äusseren Segmenten sich ziemlich gleichmässig hinzieht, bloss als eine Fortsetzung der unmerklich in sie auslaufenden Segmentplatten und der Wirbelsaite aufzufassen sein, welche erst an der lateralen Grenze der vorderen Kopfhälfte in die Seitenplatten der hinteren übergeht. Der Ansicht, dass diese Zellenlage eine quere Verbindung der beiderseitigen Segmentplatten vor der Chordaspitze darstelle, widerspricht die schon besprochene rudimentäre Fortsetzung der Wirbelsaite, welche jene Schicht durchzieht, und die Beschränkung der äusseren Segmente auf die Seitentheile des Kopfes; und mit dem Schwunde jener rudimentären Bildung geht eine Rückbildung des ganzen Axentheils jener sie einfassenden Zellenschicht Hand in Hand, sodass alsdann die Segmentplatten im Vorderkopfe vollständig getrennt aus einander laufen (*Taf. VII Fig. 123*). Diese Rückbildung innerhalb des mittleren Keimblattes beginnt schon ziemlich früh, gleich nach der Knickung der Rückenaxe, im medianen Theile der unter dem vorderen Hirnende befindlichen Seitenplatte, jenseits der unteren Grenze des Kopfes. Diese längliche Lücke reicht anfangs nur bis zum Hirne, allmählich dehnt sie sich aber unter dasselbe und zwar immer in medianer Richtung auf- und rückwärts aus. Da aber an Stelle der geschwundenen Zellenschicht keine Zeichen einer zerstörten Zellenmasse zu sehen sind, und an eine Resorption in dem Sinne wie bei einem vollkommen ausgebildeten Thiere nicht gedacht werden kann, so muss man annehmen, dass die von ihrem ursprünglichen Orte verschwindenden Zellen seitwärts auseinanderrücken, und dadurch das Hirn und weiter unten die Oberhaut in der Medianebene mit dem Darmblatte in Berührung bringen. Innerhalb des Vorderkopfes, d. h. unter dem Vorderhirne und bis zu den Haftorganen abwärts, wird in Folge dieses Vorgangs der frühere indifferente Zustand des mittleren Keimblattes gehoben. Denn solange jenes ungesonderte Vorderende der Segmentplatten ganz unmerklich in die darunterliegende Seitenplatte übergeht, kann von der Existenz eines bestimmten inneren Segmentpaares eigentlich gar nicht die Rede sein. Erst in dem Masse, als jene ganze indifferente Zellenschicht von vorn her gleichsam zerreisst, und ihre Elemente sich aufwärts nach beiden Seiten zu zwei dicken Zellensträngen ansammeln, lassen sich dieselben mit Rücksicht auf ihre Lage an der Hirnbasis und nach innen von den lateralen Segmenten als innere Segmente bezeichnen, welche alsdann von der Spitze der Wirbelsaite seitlich ab-

gehen und mit einem ansehnlichen Zipfel in die vordere Kopfhälfte hinabreichen. Das erste äussere Segmentpaar ist sehr bald länger als alle übrigen; denn während die anfangs breite und kurze vordere Hirnhälfte sich schliesst und dabei schmäler aber länger wird, kann jenes Segmentpaar längs ihrer eigentlichen Basis entsprechend auswachsen, wogegen die übrigen Kopfsegmente, solange der grössere Rumpftheil der Segmentplatten jederseits eine kompakte Masse darstellt, sich in derselben Richtung offenbar nicht auszudehnen vermögen, sondern nur nach ihrer Höhe, wovon später die Rede sein soll (*Taf. XVI Fig. 286. 287*). Es ist aber zur richtigen Würdigung der folgenden Entwickelungsvorgänge stets im Auge zu behalten, wie die ursprünglichen Richtungen in der vorderen Kopfhälfte durch die Knickung der Rückenaxe im Verhältniss zum übrigen Körper verändert werden. Denn bei unbefangener Betrachtung scheint das erste äussere Segmentpaar längs des Vorderhirns gerade ebenso hinabzuwachsen, wie es später den anderen Segmenten ergeht, obgleich die Ausdehnung der letzteren rechtwinkelig, jenes erstere Wachsthum aber parallel zum zugehörigen Axenabschnitte erfolgt, während später ein eigentliches Hinabwachsen des ersten äusseren Segmentpaares im Sinne einer Entfernung von der Axe, wenngleich es von der früheren Richtung nicht wesentlich abweicht, als ein zweiter Akt unterschieden werden kann.

Dritte Entwickelungsstufe. In der zuletzt betrachteten Entwickelungsperiode vollzog sich die Gliederung des mittleren Keimblattes in Theile, welche aus einer höchst einfachen Grundlage nach bestimmten morphologischen Gesetzen hervorgegangen, eine solche Regelmäsigkeit der Form und der Lagerung offenbaren, dass ich sie die architektonischen Elemente nennen möchte. Neue Formen derselben entstehen nicht mehr, wohl aber wächst ihre Anzahl durch die nach hinten fortschreitende Gliederung der noch ungetheilten Segmentplatten. Abgesehen von dieser einfachen Fortsetzung bereits bekannter Vorgänge liegt der Schwerpunkt der jetzt vorzuführenden Entwickelung darin, dass die ursprüngliche, regelmässige Lage der architektonischen Elemente soweit verändert, die letzteren soweit umgebildet werden, als es die Lage und die Verbindung der aus jenen Elementen hervorgehenden Körpertheile erfordern. Mit andern Worten — wenn in dem ersten von mir aufgestellten Zeitraume die Grundlagen entwickelt wurden, an denen in der darauf folgenden Periode die architektonische Gliederung sich vollzog, so soll der dritte Zeitabschnitt die Umbildung der architektonischen Elemente in die topographischen Anlagen der Körpertheile umfassen, damit endlich die späteren Kapitel der Einzelbeschrei-

bung und dem histiologischen Detail nachgehen können. Aber ebenso wie ich es bisher hielt, werde ich auch fernerhin den chronologischen Entwickelungsgang gegenüber den von mir aufgestellten Perioden häufig vernachlässigen und zu Gunsten des Verständnisses Manches vorausgreifend an frühere Zustände anschliessen, Einzelnes wiederum für spätere Kapitel aufsparen. Auch hier will ich den Rumpf, welcher die einfacheren Verhältnisse darbietet, der Betrachtung zuerst unterziehen.

Der Rumpftheil.

Die Segmente des Rumpfes habe ich in der Beschreibung so verlassen, dass man sie ganz kurze dreiseitige Prismen nennen könnte, welche mit der Hauptaxe parallel zur Wirbelsaite gelagert, eine Grundfläche und eine obere Kante mit beiderseits nach aussen und medianwärts abfallenden Flächen besitzen; der innere untere Rand ist breit, während der laterale Theil der Basis mit der Seitenplatte zusammenhängt (*Taf. V*). Die Formveränderung der ganzen Segmente bis zu der Zeit, wo dieselben sich in verschiedene Gewebe zu verwandeln beginnen, ist nicht von Bedeutung (*Taf. IV Fig. 76, Taf. VI Fig. 99—101, Taf. VII Fig. 121—123*). Zunächst nehmen sie in der Längsrichtung zu und füllen sich in der früher angegebenen Weise mit neuen, von den Seitenplatten* her einwandernden Zellen. Dabei ziehen sie sich in der Querrichtung noch mehr zusammen, ihre Kanten und Ecken runden sich ab und die medialen und lateralen Flächen werden von vorn nach hinten konvex. Sah man vorher auf einem Frontaldurchschnitte des Rückens die Segmente durch langgestreckte zur Körperaxe quergestellte Vierecke angedeutet, so erscheinen die letzteren nach der beschriebenen Veränderung zuerst in Quadrate mit abgerundeten Winkeln und dann in einen fassförmigen Umriss verwandelt. Dieser letztere Durchschnitt besteht noch zur Zeit der histiologischen Sonderung der Segmente. Dass diese Umbildungen jedoch keine wesentliche Gestaltveränderung der Segmente bedingen, lehren uns die Querdurchschnitte: diese sind höher und schmäler geworden, sonst aber dreieckig geblieben (*Taf. VI Fig. 114. 115, Taf. VII Fig. 136—139*). Es haben also die Segmente trotz des Formen-

* Ich mache darauf aufmerksam, dass die Seitenplatten vor ihrer Trennung von den Segmenten eben nur die ausserhalb des Rückens befindlichen, indifferenten Theile des mittleren Keimblattes, keineswegs aber schon bestimmte Anlagen darstellen, da ja solche natürlich nicht ganz unbegrenzt in den Bestand anderer Theile eingehen könnten.

wechsels der Frontaldurchschnitte die frühere prismatische Gestalt behalten. Dagegen ist die schon angedeutete innere Sonderung der Segmente (Rindenschicht und Kern) unterdessen fortgeschritten und hat endlich zur Ausbildung ganz bestimmter Anlagen geführt. Um aber gleich ein richtiges Bild dieser Entwickelung zu gewinnen, untersuche man zunächst die Segmente der hinteren Hälfte des Rumpfes bis in den Schwanz hinein, wo die Verhältnisse einfacher, übersichtlicher sind. Da nun alle Veränderungen der Segmente ebenso wie die sie erzeugende Gliederung in der Nähe des Kopfes beginnen und dann rückwärts fortschreiten, sodass am Schwanzende mancher Entwickelungsvorgang noch nicht angefangen hat, der in der vorderen Rumpfhälfte bereits abgelaufen ist, so wird die empfohlene Untersuchung zum Theil an älteren als den bisher betrachteten Embryonen anzustellen sein.

Es wurde schon in der Entwickelungsgeschichte der Axenplatte ausgeführt, dass der Schwanz der Batrachierembryonen als eine vollständige Fortsetzung des Rumpfes anzusehen sei, indem nicht nur die Anlagen des Rückens in ihn übergehen, wie die gewöhnliche Ansicht lautet, sondern auch eine sehr verschmächtigte Verlängerung der Darmanlage (Schwanzdarm), welche am Ende der Wirbelsaite unmittelbar mit der Rückenmarksröhre zusammenhängt (*Taf. II Fig. 38*). In der Medianebene des Schwanzes liegt also oben und unten je ein röhriges Gebilde (Rückenmark — Schwanzdarm), und zwischen ihnen, sie auseinanderhaltend aber mit beiden innig verbunden, ein solider Strang, die Wirbelsaite. Anfangs, wenn die Schwanzanlage wie ein kurzer Kegel aus dem breiten Rücken hervorragt, überwiegt bei den genannten drei medianen Anlagen die Breitendimension; und dasselbe ist alsdann auch bei der unförmlichen Masse des mittleren Keimblattes der Fall, welche die ersteren jederseits einfasst und die Anlagen der Segment- und Seitenplatten des Schwanzes noch ungesondert enthält (*Taf. V Fig. 95—97, Taf. VI Fig. 117. 118*). Während der eigenthümlichen Vertheilung der Embryonalzellen, welche man schlechtweg als Längenwachsthum bezeichnet, nimmt die Mächtigkeit aller jener Theile gerade in der Breite ab, sodass sie wie der ganze Schwanz, welcher sich zu der bekannten Gestalt des Ruderorgans umzuwandeln begonnen, insgesammt von den Seiten her abgeplattet erscheinen (*Taf. VII Fig. 139—141, Taf. XIII Fig. 242—245*). Jetzt beginnt die Sonderung in den seitlichen Massen des mittleren Keimblattes. Man unterscheidet deutlich zwei Schichten, eine innere und eine äussere, welche in Folge der Zellenvertheilung nach hinten zu ähnlich wie die zwei ursprünglichen Blätter im mittleren und vorderen Rumpftheile

nicht viel mehr als eine einfache Zellenlage in der Dicke enthalten. Zugleich dringt die Abgliederung der Segmente bis in den Schwanz vor, und man erkennt schon an ihrem Relief nach Entfernung der Oberhaut, dass sie den bei weitem grössesten Theil der seitlichen Massen des mittleren Keimblattes einnehmen und ohngefähr bis zur Bauchfläche des Schwanzdarmes hinabreichen. Ihr senkrechter Querdurchschnitt ist von oben nach unten länglich, in der Mitte breiter und nach innen dem Relief der medianen Bildungen angepasst, nach oben und unten verjüngt. Die Zunahme der Breite in der mittleren Höhe hängt von der inneren Segmentschicht ab, deren Zellen bei ihrer Vermehrung durch Theilung aus ihrem früheren festen Gefüge lateralwärts heraustretend eine lockere Ansammlung bilden, während die Zellen der äusseren Schicht ihre Vervielfältigung etwas früher beginnen, aber damit nicht die Mächtigkeit sondern die Flächenausdehnung ihrer einfach bleibenden Lage namentlich nach oben fördern.* So kommt es, dass die beiderseitigen äusseren Segmentschichten zwischen Oberhaut und Rückenmark hinaufwachsen und über dem letzteren und unter der dachförmigen Anlage der dorsalen Schwanzflosse sich zu einem lockeren Gewebe vereinigen, dem sich später wohl auch Ausläufer der inneren Segmentschicht zugesellen. Dies ist die Membrana reuniens superior aut., die aber durchaus nicht eine vorläufige und vergängliche Bildung, sondern die bleibende Grundlage der an dieser Stelle sich entwickelnden Gewebe ist. Unter dem Schwanzdarme sind die Segmente durch ein Zellengewebe verbunden, welches, obgleich offenbar ein Analogon der Seitenplatte, eine Anordnung der Elemente in Schichten vermissen lässt. An der Schwanzwurzel jedoch, wo der röhrenförmige Schwanzdarm im Uebergange zur Darmanlage und Dotterzellenmasse des Rumpfes ansehnlich höher wird, findet man schon, dass die beiden Segmentschichten, indem sie nicht mehr bis an die Bauchfläche der Darmanlage reichen, abwärts sich in zwei einfache Zellenlagen fortsetzen, welche die beiden Blätter der Seitenplatten darstellen und erst an der Bauchfläche diese Anordnung verlieren. In der hintersten Rumpfpartie endlich, wo bereits die der Darmanlage angefügte Dotterzellenmasse den Bereich der Seitenplatten nach unten ausdehnt, ist die beschriebene Umbildung des mittleren Keimblattes noch deutlicher zu übersehen; gerade diese Durchschnittsbilder schliessen sich

---

* In Fig. 139—141 ist die Reihenfolge dieser Veränderungen an Durchschnitten desselben Embryo, die in gewissen Abständen hinter einander lagen, erläutert; was aber dort nur räumlich nach einander erscheint, entwickelt sich in derselben Reihenfolge auch zeitlich an jeder einzelnen Stelle des Schwanzes.

aber unmittelbar an diejenigen der übrigen Rumpfsegmente an und können daher zur Erklärung der Befunde an den letzteren dienen, deren Entwickelungsgang bei ihrem beständigen Formenwechsel sich der sicheren Erkenntniss entzieht. Denn bei der ersten Bildung der Segmentplatten werden die Grenzen der zwei ursprünglichen Schichten meist undeutlich, oder die ganze Oberfläche der Platte erscheint gegenüber der locker gefügten Mitte hautartig, so dass das Bild eines von einer Hülse eingeschlossenen Kernes entsteht, und man annehmen könnte, dass die beiden Hülsenblätter, wie ich sie früher nannte (Nr. 64), die gleichwerthigen Fortsetzungen der zwei Schichten der Seitenplatten seien, welche alsdann gemeinsam durch Absetzen überschüssiger Zellen den Kern zwischen sich gebildet hätten (*Taf. IV Fig. 67—69*). Dieses ist nun aber nicht richtig; denn wenn auch an der Innenfläche der im Durchschnitte bereits dreieckigen Segmente bisweilen die Andeutung einer hautartigen Schicht erscheint, so lässt sie sich alsdann doch nur stellenweise von der lockeren Hauptmasse des Segments unterscheiden, mit welcher sie gemeinsam in die innere Schicht der Seitenplatte übergeht, während die äussere Rindenschicht jederzeit ebenso deutlich als einzige Fortsetzung der äusseren Schicht der Seitenplatte, wie durch eine mehr oder weniger klaffende Spalte von der übrigen Segmentmasse getrennt erscheint (*Taf. V Fig. 83. 84. 86. 87. 92—94*). Hält man dies mit dem Befunde am Schwanze zusammen, so wird man auch für den ganzen Rumpf annehmen müssen, dass die schon sehr frühe entwickelte Rindenschicht am lateralen Abhange der Segmente der ganzen äusseren Segmentschicht, die ganze übrige Segmentmasse aber der inneren Segmentschicht entspricht, in welcher sich erst allmählich und nachträglich die lockere Hauptmasse (Segmentkern) von einer medialen hautartigen Schicht (inneres Segmentblatt) absondert, während beide vor ihrem Uebergange in die Seitenplatte zu einer einzigen Masse vereinigt sind (*Taf. VII Fig. 139*). Man wird überhaupt die richtigste Anschauung vom wahren Sachverhalt gewinnen, wenn man sich das Bild der beiden Keimschichten vergegenwärtigt, von denen die äussere in ein einziges Blatt sich verwandelt, während die sekundäre innere in einem Theile ihrer Ausdehnung sich in zwei Blätter spaltet. Mit Rücksicht auf die klaren Verhältnisse am Schwanzende kann man denn auch für den ganzen Rumpf annehmen, dass die Membrana reuniens superior wesentlich aus einer Verlängerung der äusseren Segmentschichten entsteht, obgleich dies wenig belangreich erscheint. Während aber diese obere Verbindung der Segmente sich bildet, wird die Trennung derselben von den Seitenplatten eingeleitet (*Taf. VI Fig. 114.*

115, Taf. VII Fig. 136—138). Das erste Anzeichen davon ist eine Kerbe, welche von dem äusseren unteren Rande der Segmente, also etwas unterhalb der Höhe der Wirbelsaite den vorher bestandenen Uebergang der äusseren Segmentschicht in das äussere Blatt der Seitenplatten unterbricht. Von jener Kerbe aus dringt die spaltförmige Trennung nach innen vor, aber nicht etwa auf dem kürzesten Wege durch das mittlere Keimblatt, d. h. nach innen und unten, sondern in ziemlich horizontaler, eher medianwärts etwas ansteigender Richtung, wobei eine Fortsetzung der ganzen Seitenplatte gleich in Folge der Trennung von den Segmenten unter die letzteren zu liegen kommt. Ohngefähr unter der Mitte der dadurch gebildeten unteren Fläche der Segmente verwachsen die beiden Blätter der Seitenplatte zu einer durch die ganze Länge des Rumpfes verlaufenden Falte (Gekrösefalte), welche sich alsdann vollends von den Segmenten trennt. Diese Abtrennung der Seitenplatten von den Segmenten reicht etwa bis zu der Stelle, wo die Lichtung des Darmkanals sich erweitert, um sich in die direkte Fortsetzung, den Schwanzdarm, und die abwärts gerichtete Abzweigung des künftigen Mastdarms zu spalten. Von dieser Stelle an rückwärts verwischt sich sowohl die Zweischichtigkeit der Seitenplatte, als auch andererseits die Segmente auf Kosten derselben immer tiefer hinabreichen (*Taf. XIII Fig. 241—245*).

Uebersieht man nun die ganze geschilderte Ausbildung der Segmente und der Seitenplatten, so ergibt sich eine einheitliche Erklärung derselben, wie mir scheint, ganz ungezwungen, wenn man sich des allgemeinen Vorganges im Anfange dieser Bildungen erinnert. Ist es bei der scharfen Absonderung des mittleren Keimblattes wenigstens in der hier zunächst in Betracht kommenden oberen Körperhälfte und bei dem Mangel jeder anderen Ursache für das Wachsthum der Segmente eigentlich unumgänglich, das letztere aus dem schon geschilderten Vorrücken der ventralen Theile des Keimblattes in die dorsalen Segmentplatten zu erklären, so wird diese Anschauung durch die spätere Entwickelung durchaus bestätigt. Denn wenn unter einer solchen Voraussetzung die Massen der fertigen Segmente und Seitenplatten überall so von einander abhängig sein müssen, dass, wo der eine Theil überwiegt, dies nicht etwa nur bei relativem Zurückstehen, sondern auf Kosten des ursprünglichen Bestandes des anderen geschieht, so entspricht dies vollkommen den thatsächlichen Verhältnissen, da im Kopfe und im Schwanze, wo die Seitenplatten stetig abnehmen und endlich theilweise ganz verschwinden, die Segmente zu den entsprechend grössten Massen anwachsen und nicht nur aufwärts, sondern auch frühzeitig mit massi-

gen Fortsetzungen sich abwärts ausdehnen; wogegen die vorherrschende Entwickelung der Seitenplatten im eigentlichen Rumpfe (Gekröse, Urniere u. s. w.) die Ausbildung der Segmente auf ein gewisses Mass beschränkt. Dass diese letztere Entwickelung aber nur nach einer Trennung der beiderlei Anlagen möglich ist, bedarf keiner Erklärung, da ihr kontinuirlicher Zusammenhang eben die noch fortdauernde Verwendung der Seitenplatten zur Vergrösserung der Segmente anzeigt. Nun ergeben sich aber auch die Ursachen jener Trennung nebst deren Folgen aus dem zu Grunde gelegten allgemeinen Vorgange. Der Vorrath der Seitenplatten an sich theilenden Zellen gewährleistet ein bestimmtes Mass ihrer Ausdehnug nach oben. Solange nun der für die Segmente bestimmte Raum in Folge der Aufkrümmung der Medullarplatten in demselben Verhältnisse wie jene Ausdehnung wächst, werden die vorrückenden Elemente der Seitenplatten in die Segmente aufgenommen, bleibt also der kontinuirliche Zusammenhang beider Theile bestehen; sowie aber nach dem Schlusse der Rückenmarksröhre jener Raum nicht mehr in dem früheren Grade zunimmt, kann der Rand der Seitenplatte nicht mehr in dem Masse, als er fortwächst, in die Segmentmassen eingehen, muss also gleichsam dem Widerstande derselben weichend in einer anderen Richtung, eben zwischen dem Darmblatte und den Segmenten vordringen, wodurch die Trennung von den letzteren herbeigeführt wird. Bestätigt wird diese Auffassung einmal durch den Umstand, dass jene andauernde Ausdehnung der Seitenplatten weiterhin ganz augenscheinlich ist, indem die beiden Gekrösefalten über dem Darmblatte zusammenstossen und beide Schichten der Seitenplatten durch Faltung Neubildungen ausführen, bevor ihr Zellenvorrath etwa durch Nahrungszufuhr vermehrt wird; ferner dadurch, dass, wo eine solche Ausdehnung der Seitenplatten nicht nachweisbar ist, wie im Kopfe und im Schwanze, auch eine Abgliederung derselben von den Segmenten unterbleibt.

Durch die Ablösung der Seitenplatten von den Segmenten erhalten die letzteren eine freie äussere Kante, in welcher die unteren Ränder beider Segmentschichten zusammenstossen und während einiger Zeit ebenso wie die Blätter der Seitenplatte faltenförmig zusammenhängen *(Taf. VII Fig. 137. 138, Taf. XIII Fig. 241).* Diese Falte wächst später zwischen der Seitenplatte und der Oberhaut abwärts, sodass ihre Erzeugnisse endlich von beiden Seiten in der Mittellinie des Bauches zusammentreffen. Als unmittelbare Fortsetzung der Segmente zeigt sie gleich anfangs alle Abtheilungen derselben, welche sich theilweise dauernd erhalten, sodass also die ursprünglich nur im Rücken angelegte

Gliederung so weit auch auf die Bauchgegend ausgedehnt wird, als die selbstständige Seitenplatte oder die Gekrösefalte reicht. Diese Grenze, welche annähernd mit der Stelle zusammenfällt, wo die Darmlichtung sich gleichsam spaltet, wird ohngefähr durch das zehnte Segment bestimmt. Die nähere Ausführung dieser Verhältnisse gehört aber in einen späteren Abschnitt. — Schliesslich will ich noch bemerken, dass durch die Sonderung der Segmente in die äussere Segmentschicht, den Kern und das innere Segmentblatt ihr Bestand im ganzen zunächst noch nicht gestört wird. Allerdings hängen sowohl die ganzen Segmente mit ihren vorderen und hinteren Flächen, als auch ihre Kerne, Schichten und Blätter mit den entsprechenden Nachbarn innigst zusammen (*Taf. VII Fig. 121 — 123*); trotzdem tritt aber eine vollkommene Verschmelzung ohne Spuren der früheren Trennung erst viel später und nur theilweise ein, während der Einfluss der früheren Gliederung sich auch noch auf spätere Neubildungen der genannten Anlagen, ja selbst ausserhalb derselben erstreckt.

Die Aufgaben aller der voranstehend beschriebenen Anlagen des mittleren Keimblattes im Rumpfe sind folgende:

1. Die Wirbelsaite ist die Grundlage des ganzen Stammskelets;

2. Die innere Segmentschicht enthält im oberen Abschnitte die Anlagen der eigentlichen Rückenmuskeln (Segmentkerne), der bindegewebigen Theile, als Gefässe, Rückenmarkshüllen u. s. w. und der Nerven des Stammes (innere Segmentblätter); im unteren Abschnitte alle inneren, ursprünglich der Körperaxe parallel laufenden und segmentirten ventralen Muskeln mit den zugehörigen Nerven und dem tiefer liegenden Bindegewebe der Bauchwand;

3. Die äussere Segmentschicht erzeugt die Gliedmassen (Muskeln, Knochen, Nerven, Bindegewebe), die übrigen (äussern) Rumpfmuskeln, die Lederhaut und das subkutane Bindegewebe;

4. Die beiden Blätter der Seitenplatten trennen sich später von einander und erzeugen so die serösen Rumpfhöhlen zwischen sich. Das äussere oder das Parietalblatt bildet das Epithel und wahrscheinlich einen Theil vom Bindegewebe des parietalen Bauchfells und Herzbeutels, die Epithelien der Harn- und Geschlechtsorgane, die Keimsubstanzen der letzteren und den Fettkörper;

5. Das innere Visceralblatt entwickelt ausser den Epithelien des visceralen Bauchfells alle bindegewebigen und muskulösen Theile des Darms und der von ihm ausgehenden Organe, den Gefässknäuel der Urniere, endlich das Herz mit Ausnahme des Endokardiums.

Der Kopf.

Der Zusammenhang der allgemeinen und besonderen Umbildungen, welcher im Rumpfe so bequem übersehen wird, bietet in der Kopfregion einer klaren Auffassung nicht unerhebliche Schwierigkeiten. Dies bezieht sich insbesondere auf die Seitenwände der hinteren Kopfhälfte, während gerade der Rückentheil der letzteren dem gleichnamigen Theile des Rumpfes im wesentlichen entspricht. Ich werde daher, um durch die Theilung der Aufgabe die einzelnen Ausführungen zu erleichtern, jene beiden Theile der hinteren Kopfhälfte und dann den Vorderkopf getrennt betrachten. Denn jene schon früher bezeichnete Zweitheilung des Kopfes kann ohne Schwierigkeit beibehalten werden, auch wenn die äusseren Grenzmarken geschwunden sind. Dieselben bestehen, wie wir wissen, in der halbkreisförmigen Ausbiegung der gesammten Körperwand, welche von der Hirnknickung aus jederseits abwärts zieht. Indem nun die vordere Kopfhälfte sich stark vorwölbt, wird jene wulstförmige Vorragung allerdings allmählich ausgeglichen; aber von einer Rinne aus, welche auf der Höhe jenes Wulstes hinabzieht, und von dem entsprechenden inneren Flächenwinkel des Darmblattes her entwickelt sich eine seitliche, weiter unten noch näher zu betrachtende Scheidewand zwischen beiden Kopfhälften, welche dieselben auch in späteren Perioden leicht unterscheiden lässt.

Der Rückentheil der hinteren Kopfhälfte. Hinsichtlich der Wirbelsaite habe ich nur an bereits Bekanntes zu erinnern. Nachdem ihre rudimentäre Fortsetzung unterhalb der Umbiegungsstelle während der Bildung des ersten inneren Segmentpaars und der dasselbe trennenden medianen Lücke sich aufgelöst, und auch die gekrümmte Spitze sich zurückgezogen hat, gehört die Wirbelsaite eigentlich mit ihrem ganzen vorderen Abschnitte der hinteren Kopfhälfte an, wenn man nicht ihre äusserste Spitze mit Rücksicht darauf, dass das erste innere Segmentpaar daran stösst, mit diesem zusammen zum Vorderkopfe rechnen will (*Taf. IV Fig. 76, Taf. VI Fig. 99, Taf. XVI Fig. 287*). Ferner gehören zur hinteren Kopfregion das zweite, dritte und vierte innere und äussere Segmentpaar. Die äusseren Segmente entwickelten sich anfangs gleichsam auf Kosten der zurückbleibenden inneren Segmente. In der Folge bilden sich aber nicht nur jene sondern auch die letzteren weiter aus, wobei wiederum die engen Beziehungen, welche zwischen den Formumbildungen benachbarter Theile bestehen, deutlich hervortreten, und der Unterschied in der Entwickelung der Rumpf- und Kopfsegmente mit demjenigen der

Medullarplatten und der Hirnplatte leicht in Uebereinstimmung gebracht werden kann. Gewährten die sich früh erhebenden Medullarplatten den ganzen Rumpfsegmenten alsbald genügenden Raum zur Entwickelung einer kompakten Form, so verhinderte dagegen der breite und längere Zeit horizontale Mitteltheil der Hirnplatte eine ähnlichen Bildung der Kopfsegmente (*Taf. IV. V*). Denn wenn auch die Aufkrümmung an der Hirnplatte früher beginnt als an den Medullarplatten, so beschränkt sie sich doch während einiger Zeit nur auf die äusseren Ränder und gestattet daher unterdess eine Anschwellung der Kopfsegmente nur im lateralen Theile (äussere Segmente), nicht aber im medialen (innere Segmente). In dem Masse aber, als der Kopfwulst sich medianwärts umrollt und der ganze betreffende Rückentheil an der allgemeinen seitlichen Abplattung des Körpers Antheil nimmt, werden dadurch die äusseren Segmente abwärts gedrängt, sodass nur eine einfache Zellenlage zwischen Hirn- und Oberhaut zurückbleibt, die Hauptmasse aber in je einen dicken Strang ausgezogen wird, welcher auf der Seitenplatte mehr oder weniger tief hinabreicht (*Taf. V Fig. 91, Taf. VI Fig. 111 — 113*). Noch unmittelbarer werden die inneren Kopfsegmente von der Hirnentwickelung beeinflusst. Solange dieselbe im Mitteltheile ruhte, wurden auch jene niedergehalten; sobald aber die Röhrenbildung der Hirnplatte weiter vorgeschritten ist und nun auch ihr verschmälerter Mitteltheil aufgekrümmt wird, ergeben sich die gleichen Umgebungen der Segmente im Kopfe wie im Rumpfe, worauf auch die inneren Kopfsegmente sich ähnlich wie die Rumpfsegmente entwickeln, nur in dem Masse schwächer, als die Zellenzufuhr vorher in die äusseren Segmente abgelenkt worden war (*Taf. IV — VI*). Sie werden schmäler und höher und erhalten ebenfalls einen annähernd dreieckigen Querdurchschnitt. Eine weitere Uebereinstimmung zwischen den inneren Kopf- und den Rumpfsegmenten wird aber erst durch die spätere histiologische Sonderung evident. Die ersteren verwandeln sich nämlich im Innern in Muskelbündel, welche als eine unmittelbare Fortsetzung der Rückenmuskeln nach vorn zu nur im Durchmesser abnehmen, sodass sie in einen dünnen runden Strang auslaufen; rund um die Muskeln erzeugen die innern Kopfsegmente ebenfalls Bindegewebe und zur Seite des Hirns Ganglien und Nervenwurzeln (*Taf. VII Fig. 122. 133 — 136*). Es ergibt sich hieraus, dass die genannten Segmente durchaus denjenigen Theilen der Rumpfsegmente entsprechen, welche aus der inneren Segmentschicht hervorgingen, dem Segmentkerne nebst dem inneren Segmentblatte. Und wenn man dadurch allein schon auf die Annahme hingewiesen wird, dass alsdann die lateralen, äusseren Kopfsegmente.

indem sie aus der äusseren Segmentschicht hervorgingen, Homologa der gleichen Schicht des Rumpfes darstellen, so findet man leicht noch weitere Zeugnisse dafür. Erstens wachsen die lateralen Segmente ganz entsprechend der äusseren Segmentschicht des Rumpfes zu Zellenlagen aus, welche nach innen von der Epidermis vollständig oder zum grössten Theile den Umfang des Körpers umschreiben (*Taf. V Fig. 91. 92, Taf. VI Fig. 111—113*); ferner erzeugen sie ebenfalls die Lederhaut, das subkutane Bindegewebe und einen seitlichen Bewegungsapparat, dessen Muskeln ebenso wenig wie diejenigen der Gliedmassen und der äussere schräge Bauchmuskel der Körperaxe parallel laufen, wodurch sich die aus der innern Segmentschicht hervorgehenden Muskeln auszeichnen. Endlich lässt sich ein unmittelbarer Uebergang der lateralen Segmente in die äussere Segmentschicht des Rumpfes nachweisen, indem sich die letztere an das hinterste äussere Kopfsegment innig anschliesst und später an dieser Uebergangsstelle sich gleichfalls strangförmig auszieht, um einem zwischen Kopf und Schulter absteigenden äusseren Muskel (m. sterno-cleido-mastoideus) Entstehung zu geben (*Taf. VII Fig. 123*).

Die Seitentheile der hinteren Kopfhälfte. Wenn die Bedeutung der lateralen Kopfsegmente nach der voranstehenden Betrachtung unzweifelhaft erscheinen dürfte, so ist doch ihre topographische Umbildung weniger einfach als diejenige der ihnen homologen äusseren Segmentschicht des Rumpfes, und verlangt eine ausführliche Beschreibung. Bevor ich aber dieselbe im Zusammenhange mit der Entwickelungsgeschichte der ganzen Seitenwände des Hinterkopfes aufnehme, halte ich es für geboten, wie schon früher einmal bei ähnlicher Gelegenheit, einige Bemerkungen über die allgemeinen Verhältnisse des ganzen vorderen Körperabschnittes vorauszuschicken.

Meine Beschreibung ist in dieser Hinsicht mit dem unter- und innerhalb des Darmblattes gelegenen Raume oder der Darmhöhle bisher am meisten im Rückstande geblieben, daher eine kurze Uebersicht ihrer Umbildungen hier zuerst Platz finden soll. Im Beginne der Rückenbildung, wann der Embryo noch kugelförmig erscheint, erstreckt sich die Darmhöhle in ziemlich gleicher Breite und Höhe zwischen dem Keime und der Dotterzellenmasse bis über die vordere Grenze des durch die Hirnanlage bezeichneten Kopftheils hinaus; aber erst während der Embryo sich streckt, wird durch das Hervorwachsen des Kopfes eine vordere Grenze zwischen Rücken und Bauch abgesteckt (*Taf. II Fig. 33—38*). Das ursprünglich eine gleichmässig gewölbte Decke der Darmhöhle darstellende Darmblatt wird dabei nur bis zum vorderen Hirnende dem

Rücken zugetheilt, sein darüber hinausgehender Abschnitt aber gleichsam nach unten und hinten in den Bauchtheil umgeschlagen, sodass er den Boden des vordersten Darmraumes bildet und die an das Darmblatt sich anschliessende Dotterzellenmasse auf die grössere hintere Körperhälfte beschränkt bleibt. Da nun bei jener Streckung des Embryo sein Rücken einsinkt, also sich der darunter liegenden Dotterzellenmasse nähert, andererseits entsprechend der fortschreitenden Verlängerung sich von den Seiten her bedeutend zusammenzieht, so ist die ausserordentliche Abnahme der Darmlichtung im Rumpfe verständlich (*Taf. III—IV*). In der vorderen Körperhälfte dagegen wurde das Darmblatt, wie eben erwähnt, gleich anfangs nicht nur zur Decke, sondern, in Folge einer Art von Ausstülpung in den aus der ursprünglichen Kugelfläche hervorwachsenden Kopf, zur vollständigen, sackartigen, nur nach hinten offenen Auskleidung des betreffenden Darmraumes oder Vorderdarmes. Es erhellt daraus, dass der letztere einer Verengerung durch die Dotterzellenmasse, wie sie im Rumpfe stattfindet, vollständig entzogen und seine Gestalt nur von den Umbildungen der ihn umschliessenden Körperwand abhängig bleibt. Bestimmend sind dabei natürlich die stärksten, widerstandsfähigsten Theile der letzteren, also der ganze vordere Rückentheil und der Vorderkopf, während die von diesen zur Dotterzellenmasse ausgespannte Körperwand sich der wechselnden Lage dieser entgegengesetzten Ansatzstellen zu einander anpasst. Nun verschmälern sich aber die genannten Theile, namentlich der Vorderkopf, viel weniger als der mittlere und hintere Rumpftheil; und wenn der in der Längsrichtung des ganzen Körpers ursprünglich sehr kurze, aber hohe und breite Vorderdarm bei seiner mit einer Ausstülpung verglichenen Umbildung sich nur auf Kosten der übrigen Dimensionen verlängern kann, so geht doch sein Querschnitt im vorderen Theile nicht unter das Mass des Vorderkopfes hinab, welcher seinen vorderen Abschluss bildet, übertrifft daher stets denjenigen des über der Dotterzellenmasse gelegenen Mitteldarms. Nur in seinem hinteren oberen Theile verengt sich der Vorderdarm ganz auffallend, weil er dort bei seinem Uebergange in den engen Mitteldarm bereits die Grenze des Kopfes überschreitet und in den Bereich des Rumpfes gelangt (*Taf. VI Fig. 110—114*, *Taf. VII Fig. 124*). Denn dieser aus einem flachen Gewölbe in einen nahezu cylindrischen Blindsack sich ausziehende vordere Darmraum umfasst zwei, erst später deutlich geschiedene Abschnitte, von denen der vordere dem Kopfe, der hintere dem Rumpfe angehört. Die Grenze zwischen beiden verläuft, wie es schon früher ausgeführt wurde, bogenförmig abwärts und vorwärts, sodass die dem Kopfe angehörige Zone der

Seitenwand nach unten schmäler, die andere in derselben Richtung breiter wird. Diese Grenzlinie blieb aber anfangs bloss eine ideale und wurde nur mit Rücksicht auf die folgende Entwickelung angenommen. Erst in der vorliegenden Periode zeigen sich die ersten Vorbereitungen zu einer solchen Scheidung (*Taf. II Fig. 35—38, Taf. VI Fig. 110—112, Taf. VII Fig. 119. 120. 130—135, Taf. XIV Fig. 249*). Während jene, die Bildung des ersten inneren Segmentpaares einleitende mediane Lücke des mittleren Keimblattes entsteht, treten innerhalb derselben das obere Keimblatt und das Darmblatt in eine Berührung, welche alsbald in eine ziemlich feste Verbindung übergeht. Diese reicht vom Vorderhirne bis dicht hinter die Anlagen der Haftorgane, also bis in den Boden des noch ungesonderten Vorderdarmes hinein, wo sie eine leichte mittlere Einsenkung des dicken Darmblattes hervorruft. Zu beiden Seiten dieser Furche erhebt sich das Darmblatt zu einer queren, gegen die Höhle vorragenden Falte; diese beiden Falten fliessen aber in der Mitte sehr bald unter Zurücklassung nur des vordersten Theils jener Einsenkung zu einer einzigen zusammen, welche ich die Grenzfalte nennen will. So lange der ganze Boden des Vorderdarmes zum Vorderhirne steil aufsteigt, bleibt die Grenzfalte unbedeutend, und markirt sich nur dadurch, dass sie den tiefsten Theil des Vorderdarmes unmittelbar vor der Dotterzellenmasse zu einer Tasche verengt. Indem nun der vordere Theil desselben auf Kosten seiner Höhe und Breite sich verlängert, bleibt der Rand der Grenzfalte in seiner Lage am Eingange in jenen hinteren Blindsack des Vorderdarmes, wird aber ihr vorderer Abhang zum sanftgeneigten Boden des erweiterten Darmabschnittes ausgezogen und dabei von der sich tiefer senkenden Oberhaut noch weiter abgehoben, sodass die ganze Grenzfalte ansehnlich erweitert erscheint und der von ihren beiden Abhängen und der abgehobenen Oberhaut umschlossene Raum bereits als der künftige Herzraum aufgefasst werden kann, in welchem sich der Perikardialsack mit dem Herzen entwickelt. Die Grenzen dieses Herzraumes sind nun auch für den Kopf mitbestimmend; seine hintere Grenze fällt mit derjenigen des vierten lateralen Kopfsegmentes zusammen, und seine obere Grenze wird andererseits von den abwärts wachsenden Kopfsegmenten nicht überschritten (*Taf. XVI Fig. 291. 296*). Dagegen erstreckt er sich vorwärts nicht ganz bis zum Vorderkopfe, sodass zwischen beiden ein schmaler Streifen der ursprünglichen ventralen Körperwand zurückbleibt (*Taf. XVI Fig. 292. 293. 298*). Da nun der Herzraum durch eine später eintretende Verschiebung ganz in den Rumpf hineingezogen wird, also die Kopfregion verlässt, so kann man den Begriff des

Kopftheils ausschliesslich auf alle vor und über dem Herzraume gelegenen Theile beschränken. Seine Grenzlinie zieht also hinter dem vierten lateralen Segmente bis zur Höhe des Herzraumes hinab, dann längs dessen nach vorn geneigter Decke oder dem abfallenden Boden des Vorderdarmes schräg vor- und abwärts zur Bauchseite, wo sie eine kurze Strecke hinter der unteren Grenze des Vorderkopfes mit der anderseitigen Grenzlinie zusammentrifft. So entsteht jene schräge, beinahe kreisförmige Scheidegrenze zwischen Kopf und Rumpf, in Folge dessen die hintere Kopfhälfte einem von oben abwärts sich ansehnlich verschmälernden Gürtelabschnitte der gesammten Körperwand vergleichbar wird (*Taf. XVI Fig. 295. 296*). In der in Rede stehenden Entwickelungsperiode setzt sich übrigens der Kopf auch schon äusserlich gegen den Rumpf deutlich ab; durch die hinabwachsenden dicken Stränge der lateralen Segmente behält seine Seitenwand eine gewisse seitliche Ausladung, wogegen die anstossenden Seitenwände des hinteren Abschnittes des Vorderdarms, also hinter der Grenzfalte und im Bereiche der schon bezeichneten engen Tasche, in Folge der allgemeinen seitlichen Abplattung stark einfallen. Und da diese Einziehung tiefer hinabreicht als in dem sich dahinter anschliessenden Rumpftheile, dessen ganze untere Hälfte durch die Dotterzellenmasse etwas aufgetrieben wird, so entsteht hinter dem Kopfe eine an einen Hals erinnernde Einschnürung (*Taf. III Fig. 52—54. Taf. XIV Fig. 247—249*). Mit dieser Abgrenzung des Kopfes ist aber auch gleichzeitig die Scheidung eines Kopfdarmes von dem übrigen Vorderdarme oder dem Vordarme eingetreten. Der Kopfdarm reicht bis zum Rande der Grenzfalte oder dem Eingange in den Blindsack des Vorderdarmes; und bei den bestimmten Grenzen der beiden Kopfabschnitte kann an ihm schon in der vorliegenden Periode die Schlundhöhle oder der Innenraum der hinteren Kopfhälfte von der in die vordere Kopfhälfte sich ausstülpenden, noch sehr unansehnlichen Mundhöhle unterschieden werden. Also die Schlundwand ist es, welche als der Seitentheil zu dem schon betrachteten Rückentheile der hinteren Kopfhälfte uns hier zunächst beschäftigen soll.

Eines der wichtigsten Merkmale, durch welche sich die Schlundwand von den entsprechenden Theilen des Rumpfes unterscheidet, ist in der Entwickelung ihrer Seitenplatte gegeben. Allerdings wird eine Sonderung derselben in zwei Blätter auch in der Kopfregion eingeleitet, aber nur unterhalb des schrägen Bodens der Schlundhöhle, also im Bereiche des Herzraumes vollständig ausgeführt, wo sie, wie ich zeigen werde, die Entwickelung des Perikardiums und des Herzens veranlasst (*Taf. V. Fig. 91, Taf. VI Fig. 111, Taf. VII Fig. 133*).

In der Schlundwand selbst bildet sich jene Sonderung wieder zurück, sodass die Seitenplatte dort weder eine Fortsetzung der serösen Rumpfhöhle, noch eine Gekrösefalte entwickeln kann, welche beide erst an der hinteren Grenze des Kopfes beginnen (*Taf. XIII Fig. 226. 233—237*). Vielmehr besteht ihr ursprünglicher, unmerklicher Uebergang in die inneren Segmente unverändert fort, wesshalb auch die letzteren keine selbstständige, über der Seitenplatte hinabwachsende Fortsetzung, wie eine solche am Rumpfe in der ventralen inneren Segmentschicht besteht, erhalten können; wiederum ein charakteristisches Merkmal des Kopfes, dessen Muskulatur nebst den zugehörigen Nerven wenigstens an den Seiten ausschliesslich aus den lateralen, der äusseren Segmentschicht des Rumpfes homologen Segmenten hervorgeht, während seine unentwickelte Seitenplatte nur Bindegewebe und Knorpel erzeugt. Die Rückbildung dieser Platte hängt nun innig mit einem umfassenden Entwickelungsvorgange zusammen, welcher die Seiten des Kopfes eigenthümlich ausarbeitet, — mit der Bildung der Schlundfalten. Ich sprach bereits davon, wie an Stelle der vergänglichen Ausbiegung der Körperwand, welche die Grenze der vorderen und hinteren Kopfhälfte abgab, von aussen und von innen eine Scheidewand hervorwächst, welche jene Scheidung auch weiterhin aufrecht erhält. Die rinnenförmige Einsenkung des oberen Keimblattes, welche längs der Höhenlinie jenes Grenzwulstes verläuft, bleibt, während der letztere bei der allmählichen Vorwölbung der vorderen Kopfhälfte verstreicht, bestehen und wird nun zur äusseren Grenzmarke beider Kopfabschnitte (*Taf. IV. Fig. 77. 78, Taf. VI. Fig. 98—102*). Nach innen verdickt sich die Grundschicht im Verlaufe der Rinne und schärft sich zu einer gegen die Seitenplatte mehr oder weniger vorspringenden Leiste zu. Diese Einsenkung des oberen Keimblattes reicht anfangs zwischen dem ersten und zweiten Segmente ziemlich hoch hinauf; aber zur Seite des Hirnes wird sie durch einen sich von vorn her darunter schiebenden Zipfel des ersten Kopfsegmentes (Gasser'scher Nervenknoten) wieder ausgeglichen, und erst von der Decke der Schlundhöhle an bis zu deren Boden hinab ist sie beständig (*Taf. VI Fig. 105—107, Taf. VII Fig. 121. 122, Taf. XIV Fig. 246—249, Taf. XVI Fig. 286—291*). Jener Leiste der Grundschicht der Oberhautanlage wächst nun in derselben Richtung eine Falte des Darmblattes entgegen; es ist dies nur eine weitere Ausführung jener Ausbiegung, welche das Darmblatt als innerster Theil der Körperwand bei der Abstumpfung des Kopfendes erlitt und welche sich ziemlich bald in eine wirkliche Falte, eben die erste Schlundfalte,

auszieht. Diese dringt allmählich durch die Seitenplatte bis an die Leiste der Oberhaut vor, verwächst mit ihr zuerst im oberen Abschnitte, dann weiter abwärts bis zum Boden der Schlundhöhle und bildet so an der seitlichen Grenze beider Kopfabschnitte eine Scheidewand zwischen den beiderseitigen Erzeugnissen des mittleren Keimblattes. Ebenso wie die erste Schlundfalte entstehen jederseits hinter ihr vier weitere Schlundfalten. Sie fallen alle in den Bereich der eigentlichen Schlundwand, soweit dieselbe schon ursprünglich durch die drei Segmentpaare der hinteren Kopfhälfte und die unentwickelte Seitenplatte bestimmt abgegrenzt wird und an diesen Merkmalen auch später kenntlich bleibt. Ferner erscheinen die fünf Schlundfalten alle nach und hinter einander, verlaufen in senkrechten Querebenen, also parallel zu einander und in ziemlich gleichen Abständen und nehmen rückwärts an Höhe ab, da die Schlundwand selbst übereinstimmend mit ihrer schrägen unteren Grenze in derselben Richtung niedriger wird (*Taf. XVI Fig. 295, Taf. XXI Fig. 377*). Vergleicht man nun Frontaldurchschnitte der Schlundhöhle aus jüngeren und älteren Embryonen, so überzeugt man sich leicht, dass gleich nach der Entwickelung der dritten Schlundfalte dieselbe der hinteren Kopfgrenze so nahe liegt, dass, wenn keine Lageveränderung der Theile einträte, die vierte oder wenigstens die fünfte Schlundfalte hinter das vierte laterale Segment fallen müsste; und ferner dass deren thatsächliche Entwickelung nur dadurch noch in die eigentliche Schlundwand verlegt wird, dass dieselbe gerade in ihrem hinteren Abschnitte sich ausdehnt und das dicke Darmblatt dabei in den wachsenden Kopfdarm vorgeschoben wird (*Taf. VII Fig. 124, Taf. XIV Fig. 247. 248. 254*).

Wie verhalten sich nun die lateralen Segmente zu den Schlundfalten? — Wann die Schlundwand eben kenntlich wird, ziehen die lateralen Segmente, wie es bereits ausgeführt wurde, in Form von mehr oder weniger dicken Strängen vom Rücken zur Seite hinab, wobei sie namentlich durch eine leichte Pigmentirung deutlich unterscheidbar bleiben (*Taf. VI, VII, XIII, XIV, XVI*). Das zweite Segment wächst am schnellsten dicht hinter der ersten Schlundfalte hinab; es erreicht sehr bald die Bauchseite und trifft dort mit seinem Gespann zusammen innerhalb des schmalen Streifens der ursprünglichen Körperwand, welcher die beiderseitigen Schlundwände verbindet, während gleich dahinter zwischen ihre auf- und rückwärts divergirenden Ränder der Herzraum sich einschiebt. Dicht hinter dem zweiten lateralen Segmente entsteht die zweite Schlundfalte, sodass die beiderseitigen, zwischen dem ersten und zweiten Schlundfaltenpaare gelegenen Streifen der Schlundwand mit dem sie an der

Bauchseite verbindenden Stücke als ein Bogen aufgefasst werden können, welcher dem durch das zweite innere Segmentpaar bestimmten Kopfabschnitte angefügt ist. Dies ist der Zungenbeinbogen. Er hat im Innern zwischen dem Darmblatte und der Oberhaut einen etwas verschiedenen Inhalt in den Seitentheilen und im Bauchtheile. Jene enthalten wesentlich nur die lateralen Segmente, welche beim Hinabwachsen die ursprünglich dort befindliche Seitenplatte sei es rückwärts hinter die sich bildende zweite Schlundfalte oder abwärts verdrängen und so aus dem lateralen Zungenbeinbogen bis auf geringe Reste ganz ausschliessen. Im Bauchtheile dieses Bogens drängen sie anfangs die ungesonderten Reste der Seitenplatte ebenfalls rückwärts gegen den Perikardialsack, der sich unter der übrigen Schlundhöhle aus der gespaltenen Seitenplatte entwickelte (*Taf. XIV Fig. 250. 252*). Doch gelingt es jenen zurückgedrängten Theilen später wieder vorzurücken und durch ihre Umbildung zum grössesten Zungenbeinknorpel sogar jenem Bogen den Namen zu leihen.

Ganz anders wie in dem Zugenbeinbogen verhält sich die Schlundwand zwischen den übrigen Schlundfalten. Einmal gehen die von ihnen begrenzten Abschnitte oder die Kiemenbögen an der Bauchseite nicht kontinuirlich von einer Körperseite zur andern über, sondern die unteren Enden jedes Bogenpaares werden, wie aus der vorangegangenen Darstellung der Schlundwand erhellt, durch den Herzraum aus einander gehalten.* Ferner hat gerade die Seitenplatte einen überwiegenden Antheil an der inneren Füllung der Kiemenbögen, da das dritte und vierte Paar der lateralen Segmente mit viel schmächtigeren Zellensträngen als das zweite Paar in die betreffenden Bögen hineinwachsen. Beim dritten Paar kommt dabei noch die Entwickelung des inneren Ohres als hinderndes Moment dazu. Die letztere besteht in einer Blasenbildung des oberen Keimblattes, welche in der halben Höhe der Stammsegmente und gerade zwischen dem zweiten und dritten lateralen Segmente nach innen und hinten vorrückt und dadurch die obere Hälfte des dritten Segments aus ihrer ursprünglichen Lage über dem ersten Kiemenbogen nach hinten verdrängt. So geht die Ausdehnung des ganzen Segments in einer S-förmigen Krümmung auf, von der nur ein kleinerer Theil in den Kiemenbogen hineinreicht. — Das vierte Segmentpaar endlich zeigt wieder eine andere Anpassung an die Umgebung und daher eine ganz eigenthümliche Entwickelung. Während die dritte Schlund-

* Die spätere ventrale Verbindung der Kiemenbögen im Boden der Schlundhöhle wird nur durch die Erzeugnisse der Seitenplatte (Zungenbein) hergestellt, wobei sich die für alle unteren Bögen des Kopfes besonders bezeichnenden lateralen Segmente nicht betheiligen.

falte den ersten Kiemenbogen abschliesst, wächst das vierte laterale Segment hinter ihr in den noch übrigen Abschnitt der Schlundwand hinab, welcher, wie ich oben bemerkte, vor der Bildung der letzten Schlundfalten in seiner Gesammtheit nicht viel breiter ist als die einzelnen vor ihm liegenden fertigen Bögen und daher von jenem Segmente so ziemlich in seiner ganzen Breite eingenommen wird. Sowie darauf die Ausdehnung dieses letzten Abschnittes der Schlundwand erfolgt, nimmt die in ihm bereits enthaltene untere Hälfte des vierten lateralen Segmentes daran Theil, sodass sie durch die vierte und fünfte Schlundfalte in drei dünne Stränge gespalten auf den zweiten, dritten und den rudimentär bleibenden vierten Kiemenbogen vertheilt wird. Ueber der Schlundwand fliessen diese drei getrennten Stränge in der gemeinsamen Wurzel konvergirend zusammen. Aus diesen Beobachtungen wird es aber verständlich, dass der 2—4te Kiemenbogen in Folge jener Theilung, ebenso wie der erste aus andern Ursachen, nur je einen kleinen Theil der lateralen Segmentmasse enthalten können, welcher von der homologen Zellenmasse des Zungenbeinbogens ausserordentlich übertroffen wird. — Mit der Ausbildung der fünften Schlundfalte ist die topographische Anordnung der Anlagen der hinteren Kopfhälfte vollendet.

Die vordere Kopfhälfte. Von dieser wissen wir bereits, dass sie anfangs in Form einer queren Platte sich an den Vorderrand der hinteren Kopfhälfte anschliesst, wobei jedoch eine bestimmte ventrale Grenze beider Abschnitte so lange, als die Bauchseite des ganzen Kopfes bis zum Vorderhirne in einer Flucht steil aufsteigt, noch nicht besteht und nur mit Rücksicht auf die spätere Entwickelung im Bereiche der Haftorgane angenommen werden kann. So wie ich die allmähliche Scheidung von Rücken und Bauch an dem aus der Kugelfläche hervorwachsenden Kopfe geschildert habe, kann jene seine Schlussplatte gewissermassen als die mediane Verbindung oder ein Uebergangstheil zwischen beiden betrachtet werden, dessen obere Hälfte dem Rücken, die untere dem Bauche angehört. Eine solche Eintheilung wird aber auch thatsächlich dadurch begründet, dass die dorsale Hälfte, von der bisher allein die Rede gewesen ist, die vorderen Endabschnitte aller wichtigen dorsalen Anlagen und mithin auch das Vorderende der Rückenaxe enthält, während die ventrale Hälfte als Vereinigung und Abschluss der Seiten- und der Bauchwand zunächst des Hinterkopfes anfangs auch die gleiche Zusammensetzung wie die letzteren aufweist, nämlich zwischen dem Darmblatte und der Oberhaut eine indifferente Fortsetzung der Seitenplatte (*Taf. II Fig. 35*). Die ursprüngliche Form des Vorder-

kopfes als einer queren Schlussplatte bedingt es aber ganz selbstverständlich, dass sein Bauchtheil nicht wie am Hinterkopfe oder am Rumpfe gürtel- oder bogenförmig gebildet sein, der Vorderkopf also auch keine eigentlichen Seitentheile besitzen kann. Wie aber dennoch durch eine eigenthümliche Umbildung eine solche Anpassung an die übrigen Körperregionen nachträglich erreicht wird, soll sofort erläutert werden.

Die in der dorsalen Hälfte oder dem Hirntheile des Vorderkopfes unter der vorderen Hirnhälfte befindliche indifferente Fortsetzung der Wirbelsaite und der Stammsegmente des Hinterkopfes wird, wie schon erwähnt, durch eine mediane Spaltung in die beiden seitlichen Massen des ersten inneren Segmentpaares verwandelt. Dass dabei auch die sich daran schliessende, ebenso getheilte Seitenplatte der Bauchhälfte oder des Kiefertheils in jenes Segmentpaar allmählich ganz hineingezogen wird, kann uns nach den entsprechenden Erfahrungen am Rücken und am Schwanze nicht Wunder nehmen: überall liefert die Seitenplatte das Material zur Herstellung der Segmente, und ob sie dabei ganz (Vorderkopf) oder grösstentheils (Schwanz) aufgeht oder andererseits genügendes Material zu einer selbstständigen Weiterentwickelung zurückbehält (Rumpf), hängt nur von ihrer ursprünglichen Masse an der betreffenden Stelle ab. Allerdings ist aber für spätere Deutungen die Thatsache sehr bemerkenswerth, dass der ganze Vorderkopf sehr bald nur ein inneres und ein äusseres Segmentpaar, aber kein Homologon einer Seitenplatte mehr enthält (*Taf VI Fig. 102. 107—109, Taf. VII Fig. 124—129*). Das innere Segmentpaar liegt jederseits an der Hirnbasis und wächst wie die homologen Stücke des übrigen Körpers rechtwinklig zu dem zugehörigen Abschnitte der Rückenaxe, also an den Seiten des Vorderhirnes nach vorne aus (*Taf. XVI Fig. 286—289*). Seine Erzeugnisse (Augenmuskeln und -nerven) stimmen mit denen aller übrigen Stammsegmente überein, obwohl gewisse unvermeidliche Anpassungen die Homologie verdecken. Die beiden lateralen Segmente erstrecken sich längst der Basis des Vorderhirnes, also parallel der ursprünglichen Axe und nur mit einer geringen Neigung nach vorn abwärts bis unter das Niveau des Vorderhirnes. Unter den Anlagen der Augenblasen treten sie an der Bauchseite dieses Hirntheiles in den Kiefertheil ein, welcher zu ihrer Aufnahme gewissermassen vorbereitet ist (*Taf. IV Fig. 77—80, Taf. V Fig. 88—90, Taf. VI Fig. 100—103. 108. 109, Taf. VII Fig. 124. 125*). In der Medianebene wird er durch die feste Verbindung des Darmblattes mit der Oberhaut in zwei Hälften geschieden, in denen jene beiden Blätter bis zum Seitenrande des ganzen Kiefertheiles, d. h. bis zur

ersten Schlundfalte, wo sie wiederum verschmelzen, lose aneinanderliegen, nur im oberen Theile noch von dem Reste der sich zurückziehenden Seitenplatte gefüllt. In diese zwei seitlichen, durch eine mediane Scheidewand getrennten und anfangs gleichsam leeren Fächer des Kiefertheils wachsen die beiden lateralen Segmente von aussen und oben hinein und füllen sie derart aus, dass sie zwei quere Wülste (Kieferwülste) bilden; diese verleihen dem Kiefertheil die Gestalt eines flachen, das Vorderhirn gleichsam tragenden Bogens, an dessen unterem Rande die Haftorgane aufsitzen (*Taf. III Fig. 45*). Da aber bei diesem Vorgange die mediane Scheidewand nicht in gleichem Masse sich von vorn nach hinten ausdehnt, als die Wülste dick sind, wird die vordere äussere und die hintere, gegen die Schlundhöhle gerichtete Fläche des Kiefertheils in der Medianebene eingezogen (*Taf. XIV Fig. 249. 254*). Die äussere auf diese Weise entstandene Einsenkung bezeichne ich als Mundbucht, die innere, gleichsam eine Ausstülpung der Schlundhöhle ist die Anlage der eigentlichen Mundhöhle. Die Kieferwülste behalten aber ihre quere Gestalt nicht lange; denn indem der ganze Kopf sich seitlich abplattet, wird die Masse der lateralen Segmente abwärts gedrängt, sodass sie zwei nahezu senkrechte Wülste zu den Seiten der in der Medianebene gleichfalls verlängerten Mundbucht bilden würden, wenn sie nicht durch eine anfangs seichte, von der letzteren ausgehende Furche je in eine obere und untere Hälfte geschieden würden (*Taf. III Fig. 46—49. 52—54*). Die beiden unteren Hälften werden durch das untere Ende der Mundbucht nur an ihrem oberen Rande wie durch einen Einschnitt geschieden; weiter abwärts aber, wo die Verbindung der Oberhaut mit dem Darmblatte sich wieder gelöst hat, und daher die mediane Scheidewand und die Mundbucht aufhören, stossen die beiden Segmenthälften in der Mitte zusammen und vollenden so den Unterkieferbogen, welcher unmittelbar vor dem Zungenbeinbogen schräg auf- und rückwärts zum Ausgangspunkte der lateralen Segmente hinter dem Auge sich hinzieht (*Taf. VI Fig. 109., Taf. VII Fig. 128. 129, Taf. XIII Fig. 230. 231, Taf. XVI Fig. 286—291*). Die obere, durch eine seichte Furche von der unteren geschiedene Hälfte des ursprünglichen Kieferwulstes liegt nun zur Seite der Mundbucht zwischen dem Vorderhirne und dem steil absteigenden Unterkieferbogen und entwickelt sich in dem Masse, als der letztere bei der Verschmälerung des Kopfes tiefer hinabsinkt. Dieser unter dem Hirntheile des Vorderkopfes neu entstehende Oberkieferwulst ist aber in seinem Innern nicht etwa, wie es äusserlich den Anschein haben könnte, bloss aus einem sich abgliedernden Theile der lateralen Segmente zusammengesetzt, sondern enthält

daneben medianwärts auch eine Fortsetzung des Stammsegments, welche gleichzeitig mit der Umbildung des ganzen Kieferwulstes unter dem Vorderhirn und Auge hervorwuchs, sodass also an der Bildung der Oberkiefergegend die beiderlei Segmente sich betheiligen. Diese ganze Entwickelung des Oberkieferwulstes nebst den zwischen den Nasengruben hervorwachsenden Gesichtstheilen wirkt aber wie ein Keil auf die durch ihn getrennten Theile des Vorderkopfes, den Hirntheil und den Unterkieferbogen: in dem Masse als er den letzteren hinabdrängt, hebt er den ersteren, wobei dessen freie hintere Wand, welche früher sich an dem senkrechten vorderen Abschlusse der Schlundhöhle betheiligte, sich schräg nach vorn und unten stellt und so zur Decke der darunter sich entwickelnden Mundhöhle wird. Jedoch darf diese Veränderung nicht auf eine Drehung des ganzen Hirntheils um eine quere, an seiner hinteren Grenze gelegene Axe bezogen werden; sondern es wird bloss das Darmblattstück, welches die künftige Mundhöhlendecke anfangs in ziemlich steiler Richtung überzieht, durch die Höhenzunahme des Oberkieferwulstes, also auch der medianen Scheidewand, an welcher es einen Befestigungspunkt hat, immer flacher ausgespannt, dadurch aber das ganze Hirn ohne merkliche Veränderung seiner Axenbiegung nur in ein höheres Niveau gehoben (*Taf. II Fig. 38, Taf. XV Fig. 283. 284, Taf. XVI Fig. 292. 298*).

Nach der bisherigen Beschreibung könnte es den Anschein haben, als hätte sich das ursprüngliche Verhältniss des Vorderkopfes zum Hinterkopfe und ganzen Körper trotz allen Umbildungen nicht wesentlich verändert, als wäre der ganze Kiefertheil immer noch als eine im Grunde genommen quere Schlussbildung zu betrachten. Dies ist aber nicht mehr der Fall. Denn schon während der Entwickelung des Unterkieferbogens haben seine beiden Hälften eine gewisse Drehung ihrer medialen Ränder nach vorn und aussen ausgeführt, ihre vordere Fläche lateralwärts gekehrt (*Taf. VI Fig. 102. 107, Taf. VII Fig. 124. 125, Taf. XIV Fig. 249. 254, Taf. XVII Fig. 307. 308*). Dadurch wurde die mediane Scheidewand in eine quere, dünne Haut ausgezogen, welche endlich zerreisst und so Mundbucht und innere Mundhöhle zu einer ununterbrochenen und offenen Mundhöhle vereinigt. Auf diese Weise ist aber jene oben angedeutete Anpassung des Vorderkopfes an den Hinterkopf vollendet: sein ursprünglich querer Bauchtheil ist in der Mitte durchbrochen, und seine Seitenhälften sind seitlich umgelegt, sodass sie nunmehr vom dorsalen Hirntheile ausgehend einen inneren Darmraum, eben die Mundhöhle, gürtelförmig umgreifen, gerade so wie es am Zungenbeinbogen und jedem Rumpfabschnitte von Anfang an der Fall war

Mit dieser Skizze von der Umbildung der Kopfanlagen kann ich die Beschreibung dieses ganzen Abschnittes schliessen, da dieselbe nur die allgemeine topographische Disposition der Embryonalanlagen des mittleren Keimblattes veranschaulichen, die vollständige Ausführung ihrer Entwickelung aber späteren Abschnitten vorbehalten bleiben soll.

Die Lage und Umbildung des mittleren Keimblattes bringt es mit sich, dass eine Betrachtung seiner allgemeinen, morphologischen Entwickelungsgeschichte beinahe die ganze allgemeine Geschichte des Embryo umfasst. Denn einmal gehören die bei weitem meisten Embryonalanlagen, sowohl nach Zahl, wie nach der Mannigfaltigkeit, dem mittleren Keimblatte an; und ferner bleiben die wenigen Embryonalanlagen der beiden anderen Keimblätter (Cerebromedullarröhre, Oberhaut, Auskleidung des embryonalen Darmkanals) während der Embryonalentwickelung mit dem mittleren Keimblatte in beinahe ununterbrochener Berührung, stehen hinsichtlich der morphologischen Umbildung, wie ich es weiter unten noch näher ausführen werde, theils in inniger Wechselwirkung mit demselben (Anpassungen einzelner Organe), theils sogar unter einem beherrschenden Einflusse desselben (allgemeine Gliederung). Daher sehe ich mich veranlasst, die Betrachtung des ganzen morphologischen Aufbaues des Embryo nicht bis zum eigentlichen Schlusse der allgemeinen Entwickelungsgeschichte, also des nächsten Abschnittes, zu verschieben, sondern schon an dieser Stelle mit der Besprechung der Leistungen des mittleren Keimblattes zu verbinden. — Alsdann findet aber hier das v. Baer'sche Schema der morphologischen Entwickelung des Wirbelthierembryo ganz natürlich den ersten Platz.

v. Baer erklärt zuerst, wie die wichtigsten physiologischen Systeme des erwachsenen Wirbelthiers in der Gestalt von Röhren, welche alle einzelnen Organe enthielten oder erzeugten, um einen Stamm so angeordnet seien, dass die den letzteren schneidende Medianebene alle jene Röhren der Länge nach halbire. Denke man sich nun die Röhrenhälften über dem Stamme von der oberen Schlusslinie, unter dem Stamme von der unteren Schlusslinie aus nach aussen umgerollt und flach ausgebreitet, so erhalte man eine Anzahl horizontaler Platten; und denke man sich ferner die in gleichem Niveau gelegenen kontinuirlich zusammenhängend, so sei der ganze Thierkörper in einige wenige über einander liegende einfache Platten verwandelt. Das, was auf diese Weise

in der Vorstellung ausgeführt werde, geschehe nun in umgekehrter Ordnung thatsächlich bei der Entwickelung des Wirbelthierembryo (Nr. 8 II S. 57 und flg.). Diese geistreichen Ausführungen v. Baer's haben eine allgemeine Berechtigung, insofern die in Gestalt und Zusammensetzung so mannigfaltigen Körpertheile des Wirbelthiers auf wenige und einfachste blattartige embryonale Grundlagen zurückgeführt werden können, und einige derselben sich allerdings röhrenförmig umbilden und dadurch eine ähnliche Entwickelung der übrigen theilweise herbeiführen. Der Umstand aber, dass v. Baer der Begründer einer solchen allgemeinen Auffassung war, erklärt es hinreichend, warum sein Schema in der ausführlichen Anwendung auf die thatsächlichen Verhältnisse manche Irrthümer aufweist. Die letzteren lassen sich theils auf die Verkennung des mittleren Keimblattes und seiner Umbildungen, theils auf irrige Voraussetzungen von der Uebereinstimmung verschiedener Körpertheile zurückführen. Betrachten wir zunächst den Rumpf des Embryo, an dem v. Baer offenbar die eingehendsten Beobachtungen anstellte. Nachdem die röhrenförmigen „Fundamental- oder Primitivorgane“ vollendet sind, bildet die innere Fleischschicht zwei Röhren, welche im Durchschnittsbilde an der Wirbelsaite achterförmig zusammenstossen, und von denen die obere die Nervenröhre, die untere die zweischichtige Darmröhre, (Gefäss- und Schleimhautschicht) umschliesst. Die äussere Fleischschicht und die Hautschicht umgeben das Ganze als äussere Hüllen. Zunächst will ich davon absehen, dass v. Baer in dem obersten und dem unteren Keimblatte, deren morphologische Umbildung in die betreffenden Röhren richtig angegeben ist, die Anlagen der ganzen äusseren Haut und der Schleimhaut sah*; es kann dies um so eher geschehen, als die bindegewebigen Unterlagen der Epidermis und des Darmepithels keine gesonderten Anlagen im mittleren Keimblatte besitzen. Fasst man also die zwischen jenen zwei Blättern befindliche „innere Masse“ des Keimes als Analogon des mittleren Keimblattes auf, so lässt sich die Gefässschicht, da sie in den peripherischen Theilen zuerst allein das mittlere Keimblatt vertritt, mit den Seitenplatten vergleichen, die Anlagen der Fleischschicht aber, welche vom Rücken aus jederseits abwärts wachsen, mit den Segmentplatten. Die Entwickelung der letzteren, soweit sie ohne Rücksicht auf die Gliederung die ganzen Platten betrifft, hat v. Baer richtig erkannt: indem sie zwischen der Haut und den Seitenplatten abwärts wachsen, entwickelt

* Eine Unterscheidung der Epithelien von ihren bindegewebigen Unterlagen bestand vor dem Erscheinen der Henle'schen Untersuchungen natürlich nicht.

sich eine innere Schicht (innere Segmentschicht), welche eben in Verbindung mit der Wirbelsaite im Durchschnitt eine Achterform zeigt, und eine äussere (äussere Segmentschicht), welche wesentlich als Anlage der Gliedmassen fungirt. Indem aber v. Baer seine Gefässschicht, also das Homologon der Seitenplatte in den Darm vollständig aufgehen, die seröse Rumpfhöhle zwischen diesem und den Muskelschichten der äusseren Leibeswand entstehen lässt, wird die Spaltung der Seitenplatte und in Folge dessen das Parietalblatt, die Anlage des parietalen Bauchfells, ganz übersehen. Dagegen ist ganz richtig die Entstehung des Gekröses und des Herzens in das viscerale Blatt verlegt. Wie man sieht, sind die Angaben v. Baer's über die Embryonalanlagen des Rumpfes wenn auch nicht fehlerfrei, doch zum grösseren Theile richtig. Ganz irrthümlich ist jedoch seine Auffassung, dass das besprochene Schema sich im Kopfe wiederhole, im Schwanze aber nicht. Der letztere wurde allerdings bisher von allen Embryologen für eine Fortsetzung bloss der Wirbelsäule mit den zugehörigen Muskeln und Bindegewebstheilen, dem eingeschlossenen Rückenmarke und der äusseren Haut gehalten. Aus meinen Untersuchungen geht aber hervor, dass der Schwanz ursprünglich eine wirkliche Verlängerung des ganzen embryonalen Rumpfes darstellt, sodass der Darmkanal, ja sogar sein Axenstrang dort ebenso vertreten sind wie die beiden Segmentschichten und die Seitenplatten. Da nun der Schwanzdarm ursprünglich viel mächtiger ist als die entsprechende Fortsetzung des Rückenmarks und der Wirbelsaite, also um so viel weniger als diese sich der Beobachtung entziehen kann, so erhellt zur Genüge, dass die innere Entwickelung des Schwanzes gar nicht wirklich beobachtet, sondern eben nur aus den späteren Zuständen erschlossen wurde. Trotzdem aber dass der Schwanz sich als eine vollständige Verlängerung des ursprünglichen Rumpfes darstellt, findet in Folge rückbildender Ursachen eine weitere Entwickelung jener ersten Anlagen des mittleren Keimblattes zu röhrenförmigen „Primitivorganen" wie im Rumpfe nicht statt, da weder die Segmentschichten noch die Seitenplatte für sich allein, sondern erst in Gemeinschaft eine einzige röhrenförmige Lage zusammensetzen. — Noch wichtiger sind die Abweichungen der Kopfanlagen. Dass die „Nerven- und die Hautröhre" sich in den Kopf fortsetzen, ist wohl niemals bezweifelt worden; ferner ist es gerade ein Verdienst v. Baer's, den kontinuirlichen Uebergang der „Darmröhre" aus dem Rumpfe in den Kopf auch für die Batrachierlarven nachgewiesen zu haben. Aber er lässt auch die übrigen Primitivorgane in den Kopf übergehen und sich daselbst nur durch untergeordnete Eigenthümlichkeiten auszeichnen (Nr. 8 II S. 78. 79).

Nun gibt es freilich auch im Kopfe Segment- und Seitenplatten; aber deren weitere Entwickelung unterscheidet sich so wesentlich von derjenigen der homologen Rumpftheile, dass von einer Uebereinstimmung der beiderseitigen Primitivorgane oder definitiven Embryonalanlagen so gut wie gar nicht gesprochen werden kann. Denn nach meinen Untersuchungen bleiben die inneren Kopfsegmente (innere Fleischschicht) auf den Rückentheil beschränkt, vollenden also höchstens eine Röhre um das Centralnervensystem; die Seitenplatte schwindet zum Theil (Vorderkopf), theils bleibt sie ungespalten und bildet als solche nur eine einfache und zudem im Zungenbeinbogen unvollständige Röhre. Ebenso entwickeln sich die äusseren Segmente nur im Vorderkopfe und im Zungenbeinbogen zu ganzen Ringen, wogegen sie am Bauchtheile des übrigen Hinterkopfes ungeschlossen bleiben. Letzteres hängt, wie erwähnt, mit der darunter erfolgenden Bildung des Herzraums zusammen; und wenn die ganze diesen letzteren umfassende Herzregion schon durch den Ausschluss der lateralen Segmente, welche zu den wesentlichsten Merkmalen des Kopfes gehören, und durch eine Fortsetzung der serösen Rumpfhöhle (Perikardialhöhle) sich dem Rumpfe anschliesst, so wird ihre vollständige Zugehörigkeit zu dem letzteren besonders dadurch endgültig bestimmt, dass die innere Segmentschicht des Rumpfes später in jene Herzregion hineinwächst und sie auf diese Weise dem Bereiche des Kopfes entzieht und dem Rumpfe einverleibt. Dadurch geht aber der ursprüngliche ventrale Schluss sowohl der Seitenplatte wie der Oberhaut verloren, bleiben also die betreffenden röhrigen Primitivorgane im Hinterkopfe unvollständig. Kurz — das Unterscheidende in der Entwickelung des Kopfes und des Rumpfes beruht gerade darin, dass die Kopfanlagen in ihrer Gesammtheit von Anfang an einen anderen Entwickelungsgang haben als die Rumpfanlagen und ferner ihre einzelnen Längsabschnitte wesentlich von einander abweichen. Unter solchen Umständen können denn auch die Vergleiche, welche v. Baer zwischen einzelnen Kopf- und Rumpftheilen anstellte, nicht zutreffen. Es sind also weder das Zungenbein noch andere „tiefere Gesichtsknochen“ Wiederholungen der Rippen, sowie sie auch durchaus nicht aus einer Fortsetzung der Bauchplatten (innere Fleischschicht, innere Segmentschicht) hervorgehen (Nr. 8 II S. 100. 102); und wenn v. Baer auch die Kiefer im allgemeinen richtig mit den Gliedmassen des Rumpfes verglich, so entsprang dies mehr seinen Reflexionen über die anatomischen Verhältnisse des erwachsenen Thiers (Nr. 8 I S. 191. 192), nicht aber seinen bezüglichen embryologischen Untersuchungen, da gerade nach den letzteren der Oberkiefer fälschlich eine

besondere Anlage, also auch den Werth einer besonderen Extremität haben sollte (Nr. 8 II S. 84. 102). Es ergibt sich aus den voranstehenden Vergleichen, dass das v. BAER'sche Schema gerade hinsichtlich des mittleren Keimblattes die meisten Mängel aufweist: der Entwickelungsgang desselben, wie er sich im Rumpfe offenbart, wiederholt sich im Kopfe durchaus nicht, und daher setzt sich kein einziges der betreffenden röhrigen Fundamentalorgane aus dem Rumpfe unverändert und vollständig in den Kopf fort Beim Suchen nach einer allen Körperregionen gemeinsamen Form des mittleren Keimblattes kommt man daher über die von der Axe (Wirbelsaite) ausgehende, die Nervenröhre und die Darmblattröhre umschliessende Achterform der Gesammtmasse nicht hinaus. Beachtet man aber, dass diese Grundform nur durch die Einlagerung der Nervenröhre in das einfache blasenförmige Keimblatt hervorgerufen wird, so müsste die Grundform des ganzen Embryo bei den gleichen Bedingungen der Konstruktion auf die dreischichtige längliche Keimblase beschränkt werden, in deren mittlerem Blatte sich ein axialer Strang und eine Röhre vom äusseren Blatte befinden: ein Bild, welches keineswegs die eigenthümlichen Grundzüge gerade der Wirbelthierentwickelung enthält, sondern in gleicher Weise diejenigen gewisser niedederer Thiere (Ascidien) wiedergibt.

REICHERT verwarf die v. BAER'sche Auffassung des allgemeinen Entwickelungsganges und setzte an deren Stelle die Lehre von der unmittelbaren Entstehung der einzelnen Organe und Systeme aus indifferenter Bildungsmasse (vgl. Nr. 28 S. 124). Bei einer solchen Anschauung konnte von einer Kenntniss des genetischen Zusammenhangs der aus dem mittleren Keimblatte hervorgehenden Schichten natürlich nicht die Rede sein. Wenn daher v. BAER die einzelnen Umbildungen dieser Schichten wenigstens im Rumpfe ziemlich richtig erkannte, so finden wir bei REICHERT darüber keine einzige zutreffende Angabe. Sein Hautsystem ruht zuerst äusserlich auf den „Urplatten des Wirbelsystems", welche offenbar der grossen Masse der Segmentplatten entsprechen, und wächst sodann unmittelbar unter der Umhüllungshaut oben und unten zusammen (Membranae reunientes); es entspricht also ersichtlich der äusseren Segmentschicht, soll aber nach REICHERT nur die Lederhaut und nach dem Schwinden der Umhüllungshaut auch die Oberhaut bilden. Aus diesem Irrthume folgt aber der weitere, dass das ganze Knochen- und Muskelsystem des Rückens und des Bauches aus einer Lage, nämlich den röhrenförmig auswachsenden Rücken- und Wirbelplatten (innere Segmentschicht) sich entwickeln. Wenn aber REICHERT einerseits die richtigen Angaben v. BAER's über die Segmentschichten vernachlässigte, so adoptirte er andererseits dessen

irrthümliche Anschauungen über andere Theile des mittleren Keimblattes. Auch er übersah die Seitenplatten, indem er der Darmhaut eine schon ursprünglich selbstständige Anlage zuerkannte, und die inneren Kopfanlagen erscheinen auch bei ihm als eine Wiederholung des am Rumpfe Beobachteten; insbesondere sollen die beiden Visceralbögen (Unterkiefer- und Zungenbeinbögen) als Verdickungen jener ungesonderten Visceralplatte den Extremitätengürteln des Rumpfes entsprechen, die Kiemengegend aber ebenso wie die mittleren Rumpftheile solche Bögen entbehren (Nr. 22 S. 17. 18). Auch diejenige Beobachtung Reichert's, welche im Vergleiche zu meinen Untersuchungen am meisten begründet erscheinen könnte, dass nämlich die Wirbelsaite ursprünglich bis zum vordersten Hirnende reiche, später aber dieser ihr vorderster Abschnitt verkümmere, — auch diese Angabe kann ich nicht unbedingt gutheissen. Denn mit der Bezeichnung jener Ausdehnung „bis zur Stirnwand"* wird einmal des Guten zu viel gethan, ferner aber dadurch in Verbindung mit der Angabe, dass aus der verkümmernden Chordaspitze der Hirnanhang entstehe, der Verdacht erregt, Reichert habe die Anlage des letzteren, welche allerdings von jener „Stirnwand" entspringend rückwärts unter das Hirn wächst, mit einer Fortsetzung der Wirbelsaite verwechselt. Dagegen muss hier hervorgehoben werden, dass Reichert zuerst die Quergliederung des Embryonalkörpers betonte. Freilich gedachte schon v. Baer der mit einander übereinstimmenden Abschnitte, die im Knochen-, Muskel-, Nerven- und Gefässsystem des Rumpfes bestehen und die er „morphologische Elemente" nannte (Nr. 8 II S. 82 und flg.); da er aber die im jungen Embryo sichtbaren Abschnitte nur für die Anlagen der Wirbelbögen hielt (Nr. 8 II S. 97), so wusste er weder die Uebereinstimmung der Gliederung in den verschiedenen Systemen auf einen gemeinsamen Entwickelungsvorgang zu beziehen, noch viel weniger erkannte er eine solche als einen allgemeinen, mehr oder weniger auf alle Systeme und alle Regionen des Körpers sich erstreckenden embryonalen Entwickelungsprocess. Die röhrenförmigen Primitivorgane als solche blieben für v. Baer der Inbegriff der allgemeinen Embryonalanlagen. Reichert erkannte nun freilich die embryonale Gliederung im Rumpftheile des mittleren Keimblattes, hat sie aber, wie es scheint, bloss auf die Muskeln und Knochen bezogen (Nr. 22 S. 32), während die letz-

* Die von Reichert bezeichnete Stelle der vorderen Wand des Kopfes entspricht dem Ursprunge der Anlage des Hirnanhangs; dadurch wird es möglich, den späteren Uebergang jener „Stirnwand" in die Decke der Mundhöhle zu verfolgen (vgl. Taf. XVI Fig. 292. 293 298).

teren in den Embryonalanlagen gar nicht enthalten sind und die Segmente muskulöse, nervöse Theile und die Anlagen eines allgemeinen Bildungsgewebes umfassen. Reichert versuchte aber auch ferner die „Wirbelabtheilungen" im Kopfe nachzuweisen. Er findet sie dort nur in den Urplatten des Wirbelsystems (innere Segmente), und zwar erst an Embryonen, die schon Augenblasen und drei Hauptabtheilungen des Gehirns besitzen (Nr. 22 S. 16, Taf. II Fig. 15, Nr. 20 S. 7, Taf. I Fig. 6). An so alten Embryonen kann man aber die wirklichen Segmente nach meinen Erfahrungen entweder gar nicht mehr oder nur noch andeutungsweise sehen, an älteren Geschöpfen aber durchaus nicht mehr unterscheiden, während sie dann nach Reichert gerade deutlicher werden sollen (Nr. 20 S. 18. 28). In Uebereinstimmung damit spricht Reichert „von dem Einflusse, den die Gehirnabtheilungen auf die drei Wirbelabzeichnungen des Schädels haben" (Nr. 20 S. 19. 91), und empfiehlt daher, da diese nicht überall deutlich geschieden seien, zur Orientirung über ihre Lage und ihre Grenzen sich an die Hirnabschnitte und die Sinnesorgane zu halten (Nr. 20 S. 11. 91.), Theile, die nach meinen Untersuchungen erst erscheinen, wenn die typische Gliederung des Kopfes bereits verschwunden ist. Es entsprechen also die Reichert'schen Wirbelabtheilungen des Kopfes durchaus nicht meinen Kopfsegmenten; und wenn man überlegt, dass er sie verhältnissmässig spät unter dem Einflusse der drei Gehirnblasen entstehen lässt und sie einfach als Schädelwirbel bezeichnet, so kann es nicht zweifelhaft sein, dass diese Anschauung weniger der Beobachtung als der Reflexion entsprang und dass der ganze Schein von Wahrheit, der ihr anhaftet, von der genialen Konception der allgemeinen Wirbeltheorie entlehnt ist, welcher überhaupt jene ganze Auffassung, dass der Kopf nur eine eigenthümliche Fortsetzung des Rumpfes sei, offenbar erst ihre Entstehung verdankt. Mochte Reichert aber auch von der Richtigkeit seiner Angaben überzeugt sein, so geht doch gerade aus den angeführten Stellen und seiner Entwickelungstheorie (Nr. 28 III. IV) unzweifelhaft hervor, dass er gar nicht daran dachte, jene Gliederung des Rumpfes und Kopfes als integrirendes Element in den embryonalen Aufbau der Wirbelthiere, insbesondere der Batrachier aufzunehmen, wie er denn an seinen Primitivorganen, „welche den Organisations-Typus des Thiers bedingen" (Nr. 28 S. 124 – 125), wohl „Doppelanlagen", nie aber die Gliederung erwähnt.

Da Reichert bei seinem Versuch, die Unhaltbarkeit der von v. Baer vorgetragenen Lehre nachzuweisen, sich mehr auf naturphilosophische Deduktionen stütze, als auf einfache Beobachtung (vgl. Nr. 28 II. III) und daher auch

die offenbaren Blätter und Schichten ausser Acht liess, so ist es begreiflich, dass seine Arbeit erfolglos blieb. Schon VOGT, dessen Beobachtungen über die dem mittleren Keimblatte entsprechenden Theile sich im allgemeinen an die REICHERT'schen anschliessen und daher an dieser Stelle nicht weiter besprochen werden sollen, sucht in freilich unbestimmter Weise sich der älteren Lehre wieder zu nähern. Ganz entschieden trat aber REMAK den Anschauungen REICHERT's entgegen, indem er das von v. BAER Ueberlieferte seinen weiteren Ausführungen zu Grunde legte. Dadurch, dass er die Existenz eines mittleren Keimblattes feststellte und die Gliederung desselben in eine Axe und sich weiter sondernde Seitentheile (Urwirbel-, Seitenplatten) nachwies, wurde es erst möglich, das von v. BAER entworfene Bild auf ganz bestimmte, klar unterscheidbare Theile zu beziehen. Was REMAK aber an dem v. BAER'schen Schema dadurch verbesserte, dass er die Spaltung der Seitenplatten in dasselbe einführte, verdarb er wiederum durch seine Darstellung von der Entwickelung der Hautplatten (Parietalblatt). Fasst man zusammen, dass nach ihm die letzteren unter der Oberhaut aufwärts wachsend die gesammten inneren Rückentheile umhüllen, ferner die Gliedmassen und Bauchmuskeln erzeugen, die Urwirbel (Segmente) dagegen nur die Wirbelmuskeln bilden sollen, so ist es klar, dass REMAK seine „Hautplatten" das vom Bauche zum Rücken hinauf ausführen lässt, was die beiden Fleischschichten v. BAER's in umgekehrter Richtung leisteten. Aus meinen Abbildungen geht aber hervor, dass das Parietalblatt (REMAK's Hautplatte) nur das parietale Bauchfell liefert und der gesammte zwischen diesem und der Oberhaut befindliche Inhalt der Leibeswand von den Segmenten des Rückens (Urwirbel aut.) abstammt; REMAK hat sich also in dieser Hinsicht vollständig geirrt, und muss die alte v. BAER'sche Darstellung durchaus wiederhergestellt werden. — Auch in der Erkenntniss der Bedeutung, welche die Quergliederung, die Bildung der Segmente für die ganze embryonale Entwickelung hat, ist REMAK über REICHERT's Ergebnisse nicht weit hinausgegangen. Einmal beschränkte auch er jene Gliederung auf den Rumpf, indem er eine solche für den Kopf des Hühnchens und des Frosches ganz bestimmt in Abrede stellte.* Ferner enthalten seine Mittheilungen über die Rumpfsegmente mehr Irrthümliches als Zutreffendes. Denn wenn er auch Muskel, Nerv und Wirbel die Elemente der Urwirbel nennt, so sollen doch letztere

* Vgl. Nr. 40 S. 36, Nr. 83 S. 23 Anm. 2. An letzterem Orte sagt REMAK ganz ausdrücklich, dass „beim Hühnchen und beim Frosche die Reihe der Urwirbel erst hinter dem Nervus vagus beginnt."

beim Frosche anfangs nur aus Muskelmasse bestehen, und erst später an ihrer Innenseite je ein Spinalganglion und als „Zwischenstücke der Muskelplatten" die Wirbelbögen erscheinen (Nr. 83 S. 23 Anm. 3, Nr. 40 S. 154. 186). Dies ist unrichtig, weil die Muskelplatte und das zugehörige Ganglion von Anfang an als Theile des ursprünglichen Urwirbels oder Segments erscheinen; und wenn REMAK für das Hühnchen eine gleichzeitige Entwickelung jener drei Stücke aus den Urwirbeln annimmt (Nr. 40 S. 41), so geht er wieder zu weit, da die Wirbel überhaupt nicht unmittelbar aus den Urwirbeln hervorgehen. Der wichtigste Punkt bleibt aber, dass diese Entwickelung gewissermaassen erst unter Auflösung der ursprünglichen Segmentirung erfolgen soll, indem diese nur in den Muskelplatten erhalten bliebe, für Nerven und Wirbel aber vollständig verwischt würde, um einer durchaus abweichenden Eintheilung Platz zu machen, deren Zusammenhang mit der ersteren durchaus unersichtlich bleibt. Wenn man ferner überlegt, dass jene Muskelplatten REMAK's nur in die Rückenmuskeln übergehen sollen, also die Gliederung der ganzen übrigen Muskulatur, welche REMAK von seiner Hautplatte ableitet, ganz unabhängig von jener embryonalen Segmentirung sich darstellt, so ergibt sich, dass der letzteren alsdann eine allgemeine Bedeutung überhaupt nicht zukommt, sondern sie vielmehr ähnlichen Gliederungsprocessen in anderen Körpertheilen, so gerade im Kopfe und in der Wirbelsäule, nur koordinirt erscheint. — Ueber den Kopfabschnitt des mittleren Keimblattes, welcher ungegliedert bleiben soll, hat sich REMAK etwas unbestimmt ausgesprochen. Wenn aber danach die Gesichts- und Kiemenplatten mit den Seitenplatten zusammenhängen und ebenfalls wie die Hautplatte eine Fortsetzung nach oben besitzen sollen, welche das Hirn umhüllt, so darf man wohl annehmen, dass auch REMAK dem hergebrachten Dogma huldigte, dass die Kopfanlagen in ihrer allgemeinen Anordnung, aber mit Ausschluss einer Segmentbildung, den Rumpfanlagen entsprächen.*

Erst STRICKER trat dieser Ansicht entgegen, verfiel aber gleich ins andere Extrem, indem er die eigenthümliche Kopfbildung nicht nur auf eine abweichende Anordnung und Umgestaltung der auch im Rumpfe vorkommenden Anlagen des mittleren Keimblattes, sondern auf ganz neue, ausserhalb der Kontinuität desselben entstehende Theile (Schlundschienen) zurückführte. Dies kann ich nach meinen Erfahrungen nicht gelten lassen; denn einmal wachsen die Schlundschienen STRICKER's oder meine äusseren Kopfsegmente aus der

* Als eine Abweichung davon kann das, was REMAK von seiner Sinnesplatte aussagt, nicht gelten, da die betreffende Entwickelung einer viel späteren Periode angehört.

ursprünglichen Segmentplatte hervor, und ferner finden sich, wie ich gezeigt habe, entsprechende Theile in den äusseren Segmentschichten des Rumpfes. Aber auch in der Darstellung der weiteren Entwickelung und in der Deutung der Schlundschienen irrte Stricker. Dass das erste Paar die Augenanlage von hinten und unten umkreisst und dann senkrecht hinunter wächst, ist richtig; aber Stricker übersah die mediane Scheidewand, welche jenes Paar der Schlundschienen nur an der Bauchseite, nicht aber auch vorn und oben zusammenstossen lässt. Sodann hält er irrthümlicherweise das erste Paar der inneren Segmente, welche über und unter dem Auge nach vorn wachsen, für Theile seiner Schlundschienen (Nr. 55 S. 65), wodurch die Identität der letzteren und meiner äusseren Segmente wieder aufgehoben würde. Daraus erklärt sich, dass er den medianen, dünnen Theil des mittleren Keimblattes, welchen er fälschlich für die Fortsetzung der ganzen Rumpfsegmente, statt bloss ihrer medialen Theile (innere Segmente) ansieht, später in die dünne Unterlage des Vorderhirns vollständig aufgehen lässt, wobei die zeitweilige breite Lücke in diesem Theile des mittleren Keimblattes ganz übersehen wurde. So kommt denn Stricker endlich zu der ganz irrigen Ansicht, dass jederseits eine einzige Embryonalanlage, eben die erste Schlundschiene alle die verschiedenen Theile des Vorderkopfes bilde, welche zwischen den Erzeugnissen des oberen und unteren Keimblattes liegen, mit alleiniger Ausnahme jener dünnen Membran an der Schädelbasis. — Weiter hat sich aber Stricker über die Umbildungen des mittleren Keimblattes nicht ausgelassen.

Ganz so wie Dönitz eine Wiederholung der Reichert'schen Lehre geliefert hat, fand sich auch eine bedingungslose Bestätigung der Ansichten Stricker's durch Török, wesshalb ich betreffs Beider einfach auf die citirten Aufsätze und mitgetheilten Auszüge verweise.

Die letzte der hier zu besprechenden Arbeiten lieferte v. Bambecke. Für den Rumpf hat er die Remak'schen Angaben über die Entwickelung des mittleren Keimblattes wesentlich verbessert durch die Unterscheidung der an den Urwirbelplatten auftretenden oberflächlichen Schicht, meiner äusseren Segmentschicht. Dass aber diese sowie die innere Segmentschicht nicht nur aufwärtswachsend das Rückenmark umhüllen, sondern auch beide bis zur Bauchfläche hinabwachsen, ist v. Bambecke freilich entgangen, wie denn die falsche Deutung der äusseren Schicht aus der Benennung „lame cutanée dorsale“ erhellt. Und da auch er für den ganzen Kopf die bequeme Lehre von der allmählichen histiologischen Sonderung aller inneren Theile aus einer morphologisch indiffe-

renten Masse adoptirt, so kann auch seine Kenntniss vom morphologischen Aufbaue des Embryonalkörpers und die Einsicht in die Bedeutung eines solchen Entwickelungsganges nicht wesentlich höher gestellt werden als bei den meisten seiner Vorgänger, welche ihre Arbeit auf die Sammlung vereinzelter Thatsachen beschränkten, ohne Rücksicht darauf, ob dieselben einen Zusammenhang erkennen liessen oder nicht.

Bei einem Vergleiche aller eben angeführten Darstellungen lässt sich nicht verkennen, dass in ihnen zwei ganz verschiedene Grundanschauungen sich geltend machen, nirgends streng geschieden oder sich gegenseitig ausschliessend, aber doch mit einem entschiedenen Uebergewichte bald der einen, bald der andern. Einmal tritt eine Reihenfolge zusammenhängender, gesetzmässiger Formveränderungen in den Vordergrund, sodass gewisse Körpertheile als das Ergebniss einer ununterbrochen fortschreitenden Formumbildung der einfachsten ursprünglichen Anlagen erscheinen; in anderen Fällen erscheint dieser Zusammenhang mehr oder weniger unterbrochen, indem die Wirkungen der fortschreitenden Formumbildung ersetzt werden durch ein geheimnissvolles Leben und Weben innerhalb der unorganisirten Zellenmassen, aus denen alsdann die fertigen Bildungen so zu sagen durch eigene Kraft sich herauslösen. Diese beiden Anschauungen sind seither unter den Namen der „morphologischen und der histiologischen Sonderung" bekannt und üblich geworden, Namen, deren Bedeutung ich erst später noch näher erläutern will. Hier soll nur festgestellt werden, welche von beiden für die Embryonalentwickelung die richtige und massgebende sei, und in welcher Weise sie begründet und ausgeführt werden müsse. — Es wäre nach meiner ganzen Darstellung unnöthig auseinanderzusetzen, dass ich nur in der zuerst von v. Baer bekannt gegebenen morphologischen Entwickelung des Wirbelthierembryo einen einigermassen richtigen Ausdruck für das Wesen der Embryonalentwickelung, dieses grundlegenden Aufbaues des künftigen Thieres wiederfinde, dass ich dagegen alle Versuche, jenen rein morphologischen Entwickelungsgang in grösserem oder geringerem Masse durch unbegründete „histiologische Differenzirungen" zu ersetzen oder zu ergänzen, als unberechtigt zurückweisen muss. Es soll damit nicht gesagt sein, dass durch v. Baer in der angegebenen Richtung die allein richtige Beobachtung erschöpft worden, unter seinen Nachfolgern darin kein Fortschritt zu verzeichnen sei. v. Baer blieb aber in seiner allgemeinen Auffassung unübertroffen, da eine Fortentwickelung derselben sich bisher nicht bemerkbar gemacht hat, und zwar, wie ich glaube, aus dem Grunde, weil die einseitige Ausbildung

der Zellentheorie den histiologischen Vorgängen zu viel Gewicht einräumte und darüber die Gesetze und Bedingungen der morphologischen Entwickelung zu sehr ausser Acht liess. Seit v. Baer den Grund zu einer wissenschaftlichen Entwickelungsgeschichte gelegt, sind allerdings grössere und kleinere Beiträge zu derselben reichlich herzugeströmt, ohne jedoch jene Grundlage wesentlich zu verändern; die wachsende Fülle der Thatsachen vermochte die Einsicht in die Bedeutung des morphologischen Moments der Entwickelung nicht in gleichem Masse zu erweitern, sodass wir hinsichtlich desselben immer wieder auf jenen Nestor unserer Wissenschaft zurückkommen müssen, der mit den einfachsten Mitteln der Beobachtung und unter dem Einflusse der damals herrschenden unklaren morphologischen Anschauungen das leistete, was seine Nachfolger unter günstigeren Verhältnissen zu fördern und zu läutern nicht vermochten, dagegen gar zu häufig verkannten und vernachlässigten. Das von v. Baer Erreichte ist aber eben nicht vollkommen zu nennen, nicht als abgeschlossen zu betrachten. War er sich doch selbst des Unterschiedes von Morphologischem und Histiologischem nicht ganz klar bewusst; beide Entwickelungsweisen sollten nur nach ihrer äusseren Erscheinung und ihren Zielen geschieden sein, in ihrem Wesen jedoch, als Differenzirung des Einfachen zum Mannigfaltigen, durchaus übereinstimmen (vgl. Nr. 8 Bd. II S. 92—94). Letzteres ist aber nur eine Umschreibung des allgemeinsten Begriffes der Entwickelung, und dass diesselbe im Embryo wesentlich in zusammenhängenden, nach bestimmten Gesetzen sich gegenseitig bedingenden und erzeugenden Formveränderuugen erfolge, konnte bei v. Baer um so weniger zu klarem und umfassendem Ausdrucke gelangen, als er sich von gewissen aprioristischen Vorstellungen nicht immer frei zu erhalten wusste. So wird der „Wesenheit jedes Primitivorgans," welche sich in der physiologischen Aufgabe der daraus hervorgehenden Körpertheile wiederspiegele, ein bestimmender Einfluss auf dessen weitere morphologische Umbildung zugeschrieben, so ferner im Grunde genommen das ganze Schema der Entwickelung von dem Baue des fertigen Thieres abgeleitet (vgl. Nr. 8 II S. 57 und flg. S. 86 und flg.), wobei die in einzelnen Theilen erkannte Uebereinstimmung sofort auf den ganzen Körper übertragen wurde. Andererseits wurde eines der wesentlichsten Momente der morphologischen Entwickelung, die Quergliederung, ganz übersehen, und das ganze Schema über die Keimschichtung hinaus rückwärts in seiner eigentlichen Konsequenz nicht ausgeführt. So mag uns denn die v. Baer'sche Darstellung über den Aufbau des Wirbelthiers vielfach orientiren, überall dort aber, wo uns nur die klare Einsicht in den Kausalzu-

sammenhang der Erscheinungen den gewünschten Aufschluss gibt, bei der Vergleichung verschiedener Typen, bei ihrer Ableitung von einander, lässt sie uns heutigen Tages im Stich. Bewunderungswürdig als Ausgangspunkt einer echt wissenschaftlichen Entwickelungsgeschichte hat sie ihre Aufgabe erfüllt, die Erkenntniss von der Bedeutung dieser Wissenschaft weithin verbreitet und überlässt nun uns Epigonen den Ausbau dessen, was sie angebahnt. In diesem Sinne habe ich meine bezüglichen Untersuchungen zu verwerthen gesucht und fasse zur besseren Uebersicht hier noch einmal die ganze allgemeine morphologische Entwickelung unseres Thieres kurz zusammen.

Ich erinnere zunächst an die Ergebnisse der in früheren Abschnitten dargelegten Untersuchungen. Die erste Organisation des Eies begann mit einem einzigen, einfachen physikalischen Vorgange, der unter dem Schutze günstiger Bedingungen Bestand und Fortgang erhielt, — der radiären Diffusion oder Endosmose. Der erste Erfolg der Entwickelung, die Einleitung der Dottertheilung, entsprang einer Grössendifferenz dieser sonst gleichartigen radiären Ströme, welche in der aus dem Eierstocke überkommenen Anordnung des Eistoffes begründet war. Mit der Möglichkeit der ersten Dottertheilung war auch ihr Fortgang gesichert; jene fundamentale Differenz wirkte aber nicht nur durch Vererbung in den Theilen fort, dadurch die andauernde Herstellung der erforderlichen letzten morphologischen Elemente, der Zellen fördernd, sondern erhielt sich auch im Ganzen, in dem immer schärfer hervortretenden Gegensatze von Keim und Nahrungsdotter. Nach den von mir angedeuteten, aus jener Differenz entwickelten Gesetzen erfolgten die Dottertheilungen zuerst ausschliesslich, später vorherrschend radiär gegen einen excentrischen, dem oberen Pole genäherten Punkt, ferner mit einer von diesem Pole gegen den unteren hin abnehmenden Energie; die mit den Theilungen verbundenen und mit dem Fortschritte derselben zunehmenden Verschiebungen der Dotterstücke und Embryonalzellen mussten daher zu einer vom oberen Pole allseitig ausgehenden, mit Bezug auf die Eikugel koncentrischen Ausdehnung der oberen Masse zusammenfliessen: es entstand die Keimhöhle, die Sonderung des Keims, dessen Ränder sich über den relativ unthätigen Nahrungsdotter hinschoben. Die sich dabei ergebenden natürlichen Hindernisse riefen den Umschlag des Randes der primären Keimschicht hervor, schufen die sekundäre Keimschicht. Indem sich der ganze Keim in Folge dessen wie eine eingestülpte Blase über dem Nahrungsdotter zusammenzog, entwickelte sich ein neuer Gegensatz in der noch immer einfachen centrifugalen Zellenbewegung des Keims: die letztere bevor-

zugt eine Seite des Eies in steigendem Masse, sodass dort oder im künftigen Rückentheile ihre Wirkung, die Ausdehnung der primären Keimschicht in centrifugaler, der sekundären in rückläufiger Richtung, zuerst zum deutlichen Ausdrucke kommt. Der trägeren Zellenbewegung der entgegengesetzten Bauchseite fehlt mit der entsprechenden Kraft die gleiche Wirkung; dagegen scheint sich ihr in dem vom Nahrungsdotter durch die Darmhöhle vollständig getrennten Rückentheile ein leichterer Abfluss zu eröffnen, denn sie wird dorthin abgelenkt und erzeugt darauf, von beiden Seiten des Rückens gegen ihn vorrückend die bekannten Axengebilde beider Keimschichten. Die Bildung des Darmblattes hängt in der geschilderten Weise mit der Bildung des Rückens und der Darmhöhle zusammen und gestattet durch ihre ursprünglich beschränkte Ausdehnung, dass das in der Dotterzellenmasse gebildete Blut direkt in das mittlere Keimblatt, diese Keimstätte alles interstitiellen Bildungsgewebes übertrete. Sowie die Sonderung einer Rücken- und einer Bauchseite an der Keimblase ausgesprochen ist, kann sich die Betrachtung beinahe ausschliesslich der ersteren zuwenden, weil in ihr die nach Zahl und Bedeutung überwiegenden einzelnen Entwickelungsprocesse abspielen. Aber auch im Rücken ist gleich im Anschlusse an seine Bildung und in nothwendiger Folge davon ein neuer Gegensatz angelegt, nämlich der einer vorderen und einer hinteren Hälfte (Kopf und Rumpf), deren eigenthümlich verschiedenes Gepräge aus der sich immerfort steigernden Wechselwirkung des oberen und des mittleren Keimblattes hervorgeht. Das letztere leitet die ganze Axenbildung ein, sodass der Axenstrang, der nach vorn abfallenden Mächtigkeit des ganzen Blattes entsprechend, nur im Rumpfe zu einem zeitweiligen Hinderniss einer gleichen Verdickung des oberen Keimblattes wird, welche sich daher zu beiden Seiten des Axenstranges und unter dem Einflusse der letzten Ausläufer der ursprünglichen centrifugalen Zellenbewegung vom oberen Pole her auch rund um sein Vorderende anlegt. So haben wir also im oberen Keimblatte eine nach vorn hin verbreiterte und dort alsbald auch dickere Platte, darunter aber das in entgegengesetzter Richtung anschwellende mittlere Keimblatt. War nun die Bildung der Axenplatte durch den zeitlichen Vorsprung des Axenstranges von diesem abhängig, so gewinnt doch das obere Keimblatt wegen seines längeren Bestandes und der damit zusammenhängenden grösseren Festigung einen die übrigen Bildungen beherrschenden Einfluss, welcher erst während des Abschlusses seiner wichtigsten Bildung, des Centralnervensystems, theilweise an das mittlere Keimblatt übergeht. Dieses Verhältniss steigert jene Differenz von Kopf und Rumpf

fortdauernd. Solange die mit der Zellentheilung zusammenhängende Verschiebung in einer lockeren Schicht erfolgte, musste ihr Erfolg eine Anhäufung der Elemente an der Grenze der Bewegung, also im Rücken sein; sobald aber das obere Keimblatt hautartig geworden, vermehrt es die Zellenanhäufung nicht mehr, sondern drängt die Axenplatte bloss zusammen. Durch den Druck des Axenstranges nach oben und andererseits der gegen ihn andrängenden Medullarplatten wird jener innige axiale Zusammenhang beider Keimblätter herbeigeführt, welcher es verhindert, dass die seitliche Zusammenziehung der Axenplatte im Rumpfe zu einer entsprechenden Verdickung führe: der gegen die Medianebene gerichtete Zellenstrom wird in die Längsrichtung abgelenkt, die Zusammenziehung geht in eine Verlängerung der sich verschmälernden Axenplatte über. Am Kopfende fehlt die Hauptbedingung dazu, der bilateral gegen die Medianebene gerichtete Zellenzufluss, welcher vielmehr von einem nahezu kreisförmigen Umfange gegen ein gemeinsames Centrum zielt. Das Kopfende behält also zunächst seine frühere Mächtigkeit und breite, runde Gestalt. So wurden, wie man es schon am äusseren Relief deutlich erkennt, die beiden oben bezeichneten, anfangs nicht erheblich unterschiedenen Hälften der Axenplatte so verschieden verwandelt, dass die vordere endlich zu einem knopfförmig aufgetriebenen Ende der stabförmig verlängerten hinteren Hälfte wird. Aber schon während der Einleitung dieser Sonderung hat sich aus denselben grundlegenden Zellenbewegungen ein neuer morphologischer Vorgang entwickelt. Dem von der sich ausdehnenden Oberhautanlage auf den Rand der Axenplatte ausgeübten Drucke wird durch die Vertheilung der Zellenmasse in der Längsrichtung nicht genügt, und es erfolgt die Hebung und Umrollung jenes Randes, die Bildung der Cerebromedullarfurche und -röhre. Ihr Beginn am Kopfende stimmt mit dem Mangel einer Verlängerung, ihr langsamer Fortgang daselbst mit der Mächtigkeit der Hirnplatte überein. So wird die Medullarfurche zuerst im vorderen und mittleren Rumpftheile ausgebildet, während gegen das Schwanzende hin mit der Abnahme der zugehörigen Zellenmassen auch ihre Bewegungen und deren Erfolge sich abschwächen. Indem man aber jene Furche mit vollem Rechte einer Falte vergleicht, welche das von beiden Seiten gegen die Medianebene, aber zunächst nur auf einer bestimmten Strecke sich ausdehnende obere Keimblatt nach innen schlägt, ergibt sich der ganz natürliche Schluss, dass der mehr oder weniger eingesenkte Grund dieser Furche unter der konvexen Kugeloberfläche einen gestreckteren Verlauf nehmen muss. Es wird sich also die Axenplatte gegen das Kopfende hin strecken und verlängern; dort setzt aber

die breite Hirnplatte sowohl der Einsenkung und daher der Streckung, als auch wie erwähnt der Verlängerung einen Widerstand, und so kommt endlich jene Knickung nicht nur der Axenplatte, sondern des ganzen, ihr sich noch vollständig anpassenden Rückens zu Stande, welche sich in der Folge als eine der bedeutsamsten Veränderungen des Embryo darstellt. — Gehen wir nun auf die Umbildungen des mittleren Keimblattes über, so ist zuerst der Gegensatz seiner ersten dorsalen Anlage zur Axenplatte hervorzuheben, indem es gerade nach vorn hin, wo der Rand der sekundären Keimschicht dünn auswuchs und die Hirnplatte in ihrer ganzen Breite seine weitere Entwickelung hindert, sich verschmächtigt. Die axiale Verbindung der Keimblätter bildet nun im Rumpfe eine mediane Scheidewand, sodass der Andrang der lockeren Seitenmassen aufwärts unter die sich erhebenden Medullarplatten abgelenkt und dieselben aus ihrer Verbindung mit dem Axenstrange gelöst werden. So scheint mir die Sonderung der Wirbelsaite und der Segmentplatten mit der Umbildung der Axenplatte in den innigsten Beziehungen morphologischer Anpassung zu stehen. Aber auch die Bildung der Segmente, welche aus einer Art querer Faltenbildung der Segmentschichten hervorgeht, lässt sich nur aus einer Anpassung an die schon bekannten morphologischen Verhältnisse erklären. Beim Vorrücken der Zellen aus den Seiten- in die Segmentplatten haben die nach innen gelegenen einen kürzeren Weg bis zu der Wirbelsaite und den medialen, später tieferen Theilen der Medullarplatten zu beschreiben, als die äusseren Zellen, welche am schnellsten bis zur oberen Kante der Segmentplatten vorgeschoben werden. Die ungleiche Bewegung erzeugt die Sonderung der beiden Segmentschichten; und in Bestätigung dieser Annahme sehen wir ferner die langsamer fortschreitende innere Schicht ihre Leistung mehr in einer Anhäufung (inneres Segment, Segmentkern), die äussere in einer hautartigen Ausdehnung offenbaren. Der überwiegende Seitendruck führt nun auch in den Segmentschichten die Bewegung aus der queren in die Längsrichtung über; wenn aber die sich verlängernde Axenplatte an der sie einfassenden dünnen Oberhautanlage keinen erheblichen Widerstand findet, andererseits auch wohl durch ihre mediane Befestigung an Faltungen verhindert wird, so ergeben sich für die Segmentschichten ganz andere Bedingungen. Sowohl am abgebogenen Vorderkopfe wie auch gegen das Schwanzende hin, wo mit der Abnahme der Bewegung auch die Entwickelung der Segmentschichten erst später erfolgt, sind ihnen bestimmte Schranken ihrer Flächenausdehnung in sagittaler Richtung gesetzt; und sobald dieselbe ein gewisses Mass überschreitet, muss sie sich naturgemäss

in Faltungen äussern. Die schon entstandenen setzen um so präcisere Widerstände zur Bildung neuer, sich ihnen anschliessender Querfalten, und so erreicht die Sonderung der Segmente sehr bald die vordere Grenze, den Vorderkopf und setzt sich ferner in dem Masse, als die anfangs noch ziemlich ungeformten Zellenmassen der hinteren Rumpfhälfte in ihrer ganzen Umbildung sich den vorderen Theilen anschliessen, gegen das Schwanzende fort. Im Vorderkopfe tritt eine Segmentirung nicht ein, weil seine abweichende Gestalt und Lage eine ungleichmässige Bewegung seines mittleren Keimblattes, also die Schichtung desselben überhaupt ausschliesst. An den fertig abgegliederten Segmenten kann von einer weiteren Faltung nicht die Rede sein; solange aber ihr Wachsthum von der Seitenplatte her fortdauert, passt sich ihre weitere Umbildung den sie bedingenden Raumverhältnissen in der früher geschilderten Weise an. Werfen wir noch einen Blick auf die allmählige Verschmälerung und Verlängerung des Rückens, wovon die Segmentbildung nur eine Folgeerscheinung ist, in ihrem Verhältniss zum ganzen Embryo, so wird eine weitere Steigerung des Gegensatzes von Kopf und Rumpf und Rücken und Bauch ersichtlich. Es ergibt sich aus dem Früheren, dass jene Umbildung zuerst ganz auf den Rückentheil beschränkt bleibt; der unthätige Bauchtheil passt sich jedoch dem die Entwickelung beherrschenden Rückentheile um so früher an, je geringer seine Masse ist, und umgekehrt, so dass man beide Theile bald in dem Begriffe des Embryo zusammenfasst (die meisten Batrachier), bald die grössere Masse des Bauchtheils als den sogen. Dottersack vom Embryo unterscheidet (die meisten übrigen Wirbelthiere). Damit hängt aufs innigste die ebenfalls nur bei den mit einem Dottersacke versehenen Wirbelthierembryonen angenommene Abschnürung des Embryo zusammen. Solange die hintere Rumpfhälfte eine relativ ruhende Masse darstellt, muss die Verschiebung in der Längsrichtung sich vorzüglich vorn äussern, und da sie in Gemeinschaft mit der Verdickung und Abplattung des Rückentheils sich entwickelt, so wird dieser festeste Theil der ganzen Keimhaut in gerader Richtung, also aus der ursprünglichen Kugeloberfläche des Eies hinausgeschoben, der zwischen dem Kopfende und der Dotterzellenmasse (Dottersack) ausgespannte Keimtheil aber in der Weise mit ausgezogen, dass er von unten und den Seiten her jenen Rückentheil zu einem aus der ursprünglichen Keimoberfläche hervorragenden Blindsacke ergänzt. Diese Hervorbildung des vorderen Rumpfes und des Kopfes ist nach Ursachen und Wirkung bei allen Wirbelthierembryonen dieselbe; ob jene Theile dabei gegenüber dem Dottersacke je nach seiner Grösse abgeschnürt erscheinen oder nicht, ist offenbar nur von

ganz nebensächlicher Bedeutung. In ähnlicher Weise wie der Kopf wächst auch der Schwanz als eine vollständige Fortsetzung des Rückens hervor, nur mit dem Unterschiede, dass die viel weniger mächtigen Anlagen des Schwanzes nicht durch einen breiten, queren Abschluss, wie ihn der Vorderkopf vorn bildet, an einer stetig zunehmenden Verschmächtigung und Verlängerung gehindert werden.

Wie das mittlere Keimblatt sich weiter entwickelt, will ich nach den ausführlichen früheren Erörterungen nur ganz kurz berühren. Die wirkenden Ursachen sind überall der mehrerwähnte seitliche Zellenandrang und die sich zur Ausfüllung darbietenden Räume, deren wechselnde Verhältnisse vorherrschend von der nach den einzelnen Regionen verschiedenen Umbildung der Axenplatte abhängen. So liefern die Verkümmerung der inneren Segmente im Kopfe, ihre mächtigere Ausbildung im Rumpfe und Schwanze, dort die massige Anlage der äusseren Segmente und hier deren dünne Flächenausbreitung nur den mittelbaren Ausdruck für die stärkere Ausbildung des Hirns gegenüber dem Rückenmarke. Und die Seitenplatte wiederum kann nur dort selbstständig werden, wo ihre ursprüngliche Ausdehnung sich nicht an der Bildung der Segmente erschöpft, also nur am Rumpfe und im Herzraume nicht aber am Vorderkopfe und Schwanze. Ihre eigenthümliche Entwickelung entspricht ferner ebenfalls ihrer Blätterform und dem beschränkten ihr angewiesenen Raume, denn sie besteht wesentlich in weiteren oder engeren Faltenbildungen (Herz, Urniere, Niere). — Noch ganz unerwähnt blieb aber bisher der Einfluss, den die Segmentirung des mittleren Keimblattes im grossen und ganzen auf andere Embryonalanlagen ausübt. Die Oberhaut wird von den darunterliegenden Segmenten in entsprechender Weise zu queren Wülsten vorgewölbt (*Taf. III Fig. 53. 54, Taf. VII Fig. 121—123*); die dazwischen einsinkenden Rinnen verstreichen allerdings im Rumpfe früher oder später, nicht ohne jedoch in den Organen der Seitenlinie die Spuren ihres Bestandes zu hinterlassen. Im Kopfe erhalten sie sich aber in den Oberhautleisten, welche mit den Schlundfalten des Darmblattes verwachsen. Dasselbe Bild des Abdruckes der Segmente gewährt das Rückenmark (*Taf. VII Fig. 121*), und durch die Verbindung der medialen Segmentbäuche mit den eingedrückten Stellen des ersteren (Wurzeln der Spinalnerven) wird die Gliederung an ihm bleibend gekennzeichnet. Die Wirbelsaite wird nun freilich von den Segmenten nicht unmittelbar beeinflusst; da aber das Stammskelet, wie ich weiter unten zeigen werde, als eine auf die Wirbelsaite stattfindende Ablagerung aufgefasst werden muss, und die knor-

peligen Ausstrahlungen derselben (Wirbelbögen, Querfortsätze, Rippen) genau den von den Segmenten vorgeschriebenen Bahnen folgend die Gliederung des Knochensystems herbeiführen, so wird auch für die Wirbelsaite eine gewisse mittelbare Theilnahme an dem allgemeinen Theilungsprocesse nicht in Abrede gestellt werden können. Ich komme endlich zu den Anlagen des Darmblattes. Sowohl sein Axenstrang wie der dachförmige obere Theil der Darmanlage zeigen ähnlich wie das Rückenmark von den Segmenten herrührende Eindrücke, welche wenigstens im Kopfe Bestand gewinnen; denn ich sah die Schlundfalten als Fortsetzungen der zwischen je zwei Segmenten entstandenen leichten Einsenkungen sich von oben abwärts entwickeln (Taf. XVI Fig. 287).* Und wenn schon früher die Gründe angeführt wurden für die Annahme, dass die fünfte Schlundfalte ursprünglich in den Bereich des Rumpfes gehöre, so wird man die Gliederung des Darmkanals um so weniger auf den Kopf beschränken, als die Fünfzahl der Falten oder Spalten durchaus keine typische ist, sondern bei manchen Wirbelthieren überschritten wird. Nur muss man dabei im Auge behalten, dass wenigstens bei den Batrachiern jene für den Kopf überzähligen Darmfalten schon während ihrer ersten Entwickelung aus dem Bereiche des Rumpfes bis in die Schlundwand vorgeschoben werden, sodass sie zuletzt thatsächlich in den Bestand des Kopfes eingehen. Es ist aber selbstverständlich, dass bei der Bildung der Schlundfalten auch die zugehörigen Seitenplatten, sei es zeitweilig oder bleibend von der Quertheilung mit betroffen werden. So sehen wir also die Segmente, deren ganze Entwickelung unter dem bestimmenden Einflusse ihrer Umgebung, namentlich der Axenplatte, verlief, ihrerseits wieder ausserordentlich vielseitig in die morphologische Bildung aller übrigen Anlagen eingreifen. Dass aber auch diese übertragene Quergliederung den mannigfaltigsten lokalen Abänderungen unterliegt, lässt sich ebenso wie alle früher betrachteten Differenzen gleichmässig angelegter Vorgänge auf eine Gesetzmässigkeit morphologischer Bedingungen zurückführen. So kann z. B. die Gliederung des Stammskelets sich nicht ausprägen, sobald die sie bedingenden Stammsegmente frühzeitig mit einander verschmelzen (Hinterkopf). — Schliesslich sei noch bemerkt, dass das Darmblatt wesentlich nur in seiner Eigenschaft als blasen- oder schlauchförmiges Keimblatt in die morphologische Entwickelung hineingehört, da seine weiteren Umbildungen theils blosse Anpassungen

* Remak hätte es gewiss nicht für durchaus willkürlich erklärt „die Schlundspalten für die Grenzen von Urwirbelabtheilungen zu halten“ (Nr. 40 S. 37 Anm.), wenn er eben die „Urwirbel des Kopfes“ gekannt hätte.

an schon besprochene morphologische Momente (Verhältniss der Schlundfalten zu den Segmenten) sind, theils unter Mitbetheiligung einer solchen Anpassung in den Bereich histiologischer Sonderung fallen. Mit Bezug auf eine frühere Erörterung darf aber an dieser Stelle die Dotterzellenmasse oder der Nahrungsdotter bloss als das betrachtet werden, was er nach seiner Entwickelung in der Thierreihe und rein morphologisch aufgefasst in der That ist, nämlich als das zeitweilige untere Schlussstück der sekundären Keimschicht und darauf des Darmblattes.

Angesichts dieser Skizze der morphologischen Embryonalentwickelung, welche durch die übrigen ausführlicheren Angaben ergänzt werden muss, wäre der Einwurf zu gewärtigen, dass meine Darstellung nur eine gewisse Korrektur des v. Baer'schen Schemas biete, dass ich jene Primitivorgane nur genauer beschrieben und vielleicht um einige vermehrt habe. Dagegen muss ich nachdrücklich hervorheben, dass Primitivorgane im Sinne v. Baer's, mögen sie thatsächlich gestaltet sein wie sie wollen, in die morphologische Entwickelungsgeschichte eigentlich gar nicht hineingehören. Denn sobald sie in fertiger Gestalt sich uns offenbaren, ist die bezügliche Entwickelung, der sie zum Ausdrucke dienen sollen, abgeschlossen; sie bezeichnen daher nur das Endergebniss derselben und mögen zur Veranschaulichung des anatomischen Baues dienen, nicht aber zum Verständniss seiner Entstehung. Die Grundzüge der Entwickelung können in gewordenen Formen nicht verzeichnet stehen, nur aus dem lebendigen Flusse des Werdens hervorleuchten. Und soll dieses Werden des ganzen lebendigen Organismus belauscht werden, so genügt es auch nicht, den Entwickelungsgang bloss jedes Einzeltheils festzustellen. Denn an den Grenzen seines Entstehens fliesst er mit anderen in ein Gemeinsames zusammen, sodass sie alsdann nur als Entwickelungsprodukte des letzteren erscheinen. So treibt uns die Forschung, wo sie auch in die Entwickelungsgeschichte hineingriff, Schritt um Schritt immer weiter zurück, bis zum ersten Anfange des uns beschäftigenden individuellen Lebens. Alsdann ergibt sich Aufgabe und Endziel unseres Forschens von selbst: alles Gewordene durch die ununterbrochene Reihe der Erscheinungen und Wirkungen auf die einfachsten ersten Ursachen zurückzuführen, keine Erscheinungsreihe für sich, wie eine neue Schöpfung aus einem indifferenten Mutterboden hervorgehen zu lassen, sondern schon in diesem die verborgenen Keime der später hervorbrechenden Gegensätze und Sonderungen aufzusuchen. Nur auf solchem Wege können wir hoffen, die Grundgesetze der Embryonalentwickelung klar zu erfassen, und erst dann bietet sich

die Entscheidung, welches die bedeutsamen allgemeineren Momente sind, denen sich das Einzelne unterordnet.

Lehrt uns eine solche Ueberlegung, dass schon am Ausgangspunkte der Entwickelung die erste Differenz in den gesetzmässig wirkenden Ursachen gefunden werden müsse, so glaube ich dieses auf die Erfahrung gestützt bestätigen zu können. Die denkbar einfachste Bewegung der radiären Strömung äussert sofort eine Ungleichmässigkeit ihrer Theile; und die aus ihren Folgen abgeleitete Konstruktion ihrer Wirksamkeit zwingt uns zur Annahme, dass die völlige Ausgleichung der Differenz das Ende der kaum begonnenen Entwickelung herbeiführen würde. Wenn also die Bewegung der eigentliche Grund des weiteren Geschehens ist und bleibt, so erscheint jene gesetzmässig wirkende Differenz als die nothwendige Bedingung, welche die Bewegung erst in die Bahnen des lebendigen Werdens überführt. Die Wirkung jenes ersten sich steigernden Gegensatzes sehen wir zunächst in der Spaltung der Bewegung und ihres Substrats. Wenn also die daraus hervorgehenden letzten morphologischen Elemente, die Zellen, jene gesetzmässig bedingte und beschränkte Bewegung erben und dadurch zu den ausschliesslichen Trägern der selbstthätig wirkenden Lebensursachen werden, so darf doch damit ein Gegensatz für das Ganze des Eies, wenn es als solches fortbestehen soll, nicht aufgehoben sein; und wieder lehrt uns die Erfahrung, dass jene erste Differenz in der bezeichneten Wirkung nicht aufgeht, sondern auch schon ein Motiv für eine Verschiedenheit jener Elemente und ihrer Anordnung enthält (Embryonal- und Dotterzellen). Solange nun die bezeichneten Elementarbewegungen in ihren eigentlichen Wirkungskreisen, den einzelnen Zellen, keine merkliche oder wesentliche Veränderung hervorrufen, welche auf einen Wechsel in der Gesammtäusserung des Entwickelungslebens Einfluss haben könnte, liegt der Schwerpunkt der Entwickelung in den Gegensätzen jener ganzen Zellengruppen zu einander, d. h. bei der relativen Gleichheit der einzelnen Elemente jeder Gruppe, in der verschiedenen Gestalt und Lagerung der ganzen Gruppen, welche eben der Ausdruck sind für die gesetzmässigen Bedingungen, unter denen allein die Summe der in ihnen eingeschlossenen Elementarbewegungen nach aussen wirken kann. Diese gesetzmässigen Formbedingungen enthalten eben auf der bezeichneten und den folgenden Stufen das morphologische Entwickelungsgesetz; und wir können jetzt deutlich erkennen, in welchem Verhältniss es zu der histiologischen Entwickelung steht, zu den eigenthümlichen Umbildungen der letzten morphologischen Elemente. Man dürfte am Ende das Formgesetz auch auf diese be-

ziehen, und von der morphologischen Entwickelung der Zelle sprechen; ja, es sagt uns die einfachste Ueberlegung, dass ebenso wie es oben für unsere besondere Entwickelungsgeschichte dargethan wurde, überhaupt bei jedem anderen Leben ein bestimmtes Formgesetz die nothwendige Bedingung ist, unter welcher die Bewegung eines lebensfähigen Stoffes zur Lebensäusserung wird. Es bleibt aber ein wesentlicher Unterschied, ob wir uns gerade mit dem ganzen Organismus oder einzelnen seiner Theile beschäftigen. Im letzteren Falle kann das Formgesetz bis zu seinen letzten Grenzen verfolgt werden; im ersteren Falle gehört es aber nur soweit in die Untersuchung als es sich in irgend einer Weise auf den ganzen Körper bezieht. In den Bereich dieses morphologischen Entwickelungsgesetzes im engeren und gewöhnlichen Sinne fielen also alle Theile, welche nach irgend einer Richtung dem ganzen Körper angehören, sei es kontinuirlich, wie die Keimschichten und Primitivorgane v. Baer's, sei es als gleichwerthige Glieder eines solchen ursprünglich kontinuirlichen Ganzen, wie die Segmente. Wenn wir aber sehen, dass dieses morphologische Entwickelungsgesetz auch in die histiologische Entwickelung übergreift und dort, wenn auch unter veränderten Bedingungen, ähnliche, mehr oder weniger verbreitete Erscheinungen (Wirbel) hervorruft, so müssen wir bekennen, dass eine absolute Grenze zwischen beiden Gebieten nicht besteht. Darf man das aber überhaupt in der Entwickelungsgeschichte erwarten, welche den Begriff allmählicher Uebergänge einschliesst? Wie bei allen Fragen derselben genügt es auch im vorliegenden Falle, gewisse Merkmale und Grenzen gefunden zu haben, um die Gegensätze im allgemeinen auseinanderzuhalten. Und so können wir, nachdem wir das Wesen der morphologischen Entwickelung bestimmt, nach ihrem allgemeinen Gange und ihrem Ziele fragen.

Die in den Zellen fortbestehende, während der Embryonalzeit relativ unveränderliche Bewegungsursache äussert sich in der fortdauernden Theilung; zum morphologischen Ausdrucke kommt sie aber erst in der damit verbundenen, gegenseitigen Verschiebung der Zellen. Das Wesentliche unserer Entwickelung beruht aber in den Formbedingungen, welche die Verschiebung bestimmen, und wenn die Entwickelung Fortgang haben soll, von gewissen Gegensätzen ausgehend in denselben stets schon die Keime neuer enthalten müssen. Ich hätte also an dieser Stelle gewissermassen die Entwickelung der Gegensätze der Form zu beleuchten.

Der erste dieser Gegensätze, welcher an der einheitlichen Eikugel auftritt, ist der von Centrum und Peripherie und offenbart sich in der Bildung der pri-

mären Keimblase. Diese Bildung beruht darauf, dass in nothwendiger Folge der ersten Differenz überhaupt am Ausgangspunkte der ganzen Entwickelung die Verschiebung nicht gleichmässig nach allen Seiten, sondern koncentrisch erfolgt*. Aber ebenso liegt schon in jener ersten Differenz der Keim einer weiteren Ungleichheit jener Bewegung, indem die Theilung in der oberen Eihälfte energischer erfolgt, die Bewegung dort wächst. Die sich ungleichmässig ausdehnende primäre Keimblase wird daher eine Faltung erfahren, indem ihre trägere untere Hälfte (der Randwulst sammt der Dotterzellenmasse) von der schneller wachsenden oberen nach innen eingestülpt wird. So entsteht als zweite morphologische Entwickelungsstufe die Gastrula. Wenn aber die ursprüngliche Richtung der in Bezug auf die Eikugel koncentrischen, in Bezug auf die Keimschichten centrifugalen Zellenbewegung für die Gastrula noch unverändert erschien, so macht sich noch vor Vollendung jener Form eine bezügliche Aenderung bemerklich. Zu dem früheren polaren Gegensatze in der Energie der Bewegung gesellt sich frühzeitig der weitere einer zwischen den Polen liegenden Seite gegenüber der entgegengesetzten. Das Uebergewicht der Bewegung im Rückentheile lenkt die Zellenverschiebung des Bauchtheils gegen den ersteren ab, sodass sie vorherrschend von zwei entgegengesetzten Seiten her gegen die den Rückentheil halbirende Medianebene vorrückt. Damit ist ein neuer Formgegensatz eingeleitet, dessen Endergebniss die Bevorzugung des Rückens in der ganzen folgenden morphologischen Entwickelung ist. Bei der Entwickelung dieser Form, welche die dorsoventrale heissen kann, wäre zweierlei hervorzuheben. Erstens entstehen im Rücken durch den Zusammenstoss der beiderseitigen Bewegung unpaare, mediane Theile (Centralnervensystem, Wirbelsaite), welche die Richtungslinie und - ebene für die symmetrische Anordnung der Seitentheile feststellen und damit die Hauptaxe des Körpers in den Rücken verlegen. Ferner erhält diese dorsoaxiale Form, indem sie noch unter der Wirkung des ursprünglichen polaren Gegensatzes der Bewegung sich entwickelt, zu gleicher Zeit bereits das Motiv einer weiteren fundamentalen Formumbildung, nämlich die Entgegenstellung eines Kopfes und eines in den Schwanz auslaufenden Rumpfs (cephalote Form). — Für das Detail von der Entwickelung der dorsoventralen Form ab verweise ich auf die oben gegebene

* Es wurde schon erläutert, wie die Ungleichheit der ersten radiären Diffusionsströme sich derart in den nächsten Theilstücken wiederholt, dass die Theilungen anfangs ausschliesslich, später vorherrschend radiär zur Eikugel erfolgen. Da nun die Verschiebung rechtwinklig zur Theilungsebene stattfindet, so muss sie, sobald sie sich zu äussern vermag, koncentrisch zur Eikugel wirken.

Uebersicht und die folgenden Abschnitte, welche diejenige morphologische Entwickelung der einzelnen Embryonalanlagen ausführen werden, welche ausser dem Zusammenhange der besonderen, eingehenden Beschreibung in jener Uebersicht nicht gut angedeutet werden konnte, so z. B. des Hirnes, der Seitenplatte (Herz, Urniere). Ueberall wird man die fortlaufende Reihe der sich vermannigfaltigenden Gegensätze, gleichsam den Stammbaum der morphologischen Entwickelungserscheinungen verfolgen, ja, auf das Einzelne sich beschränkend, darin die am Ganzen gewonnenen Bilder der Schichtung, Faltung, Gliederung u. s. w., aber in ungleichmässiger Anordnung, wiederholt finden können.

Nachdem wir den Stufengang der morphologischen Entwickelung verfolgt, erhellt es, dass ihr Ziel der fundamentale Aufbau des Thieres ist, an welchem die spätere, vorherrschend histiologische Entwickelung nichts wesentliches mehr ändert, dass sie mit anderen Worten den Typus des Thieres feststellt. Allerdings gerathe ich durch diese Bestimmung in Widerspruch mit der üblichen Auffassung und Deutung des Typus. Ich glaube jedoch meine Ansicht vertreten zu können. — Ich brauche es in einer Entwickelungsgeschichte nicht näher zu begründen, wenn ich die Frage nach dem heute üblichen Begriffe des Typus so stelle, wie entstand dieser Begriff? Indem der ordnende Geist der Menschen die Gesammtheit des Thierreichs je nach gemeinsamen Merkmalen in einzelne Gruppen vertheilte, entstand jene Bezeichnung für die grössten Abtheilungen, ohne dass man anfangs eine allen Typen gemeinsame Formel zur Bestimmung ihres Inhalts aufstellte. Dies geschah erst, indem v. Baer den Typus auf bestimmte morphologische Momente der thierischen Organisation bezog, welche er der ganzen übrigen, grösseren oder geringeren, morphologischen und histiologischen Ausbildung des einzelnen Organismus gegenüberstellte. Und indem er jenes Merkmal, „das Lagerungsverhältniss der Theile", für die Wirbelthiere schon in ihrer Entwickelung ausgesprochen fand, glaubte er die Frage gelöst, das die Organisation und die Entwickelung gemeinsam beherrschende Princip in seinem Schema von den Primitiv- oder Fundamentalorganen nachgewiesen zu haben (Nr. 8 I S. 206 und flg.). Es lässt sich auch durchaus nicht verkennen, welcher bedeutsame Fortschritt darin enthalten war, dass die bis dahin bloss dem genialen Instinkte der Anatomen überlassene Bestimmung auf die unwandelbaren, einfachen und klaren Thatsachen der Entwickelung begründet wurde. Ja, in einem solchen allgemeinen Grundsatze wäre die für alle Zeiten einzig richtige Entscheidung getroffen worden. Aber indem v. Baer zunächst vom Standpunkte der vergleichenden Anatomie aus nach realen Werthen

suchte*, entging ihm die ganze Bedeutung jenes Grundsatzes: von einer hervorragenden Erscheinung gefesselt, vermochte er denselben weder im ganzen noch im einzelnen folgerecht durchzuführen. Er verstand unter „Typus" nicht das Gesammtergebniss der morphologischen Entwickelung sondern nur ein beschränktes anatomisches Moment, das in seinen Primitivorganen klar ausgeprägte Lagerungsverhältniss der wichtigsten anatomischen Systeme; die ganze übrige morphologische Sonderung blieb vom Begriffe des Typus ausgeschlossen und bloss dem wechselnden „Grade der Ausbildung" des Typischen unterstellt (Nr. 8 I S. 207. 208). Diese Trennung und Theilung ist aber ganz willkürlich; denn erkannte nicht v. Baer selbst gewisse gesetzliche Erscheinungen dieser morphologischen Sonderung, welche allen Wirbelthieren ebenso gemeinsam sind wie jener „Typus"? Ich erinnere hier nur an die von v. Baer begründete Morphologie des Hirnes, welche noch heute für die Bestimmung homologer Hirntheile Geltung hat. Und gerade die „Variationen" solcher morphologischen Sonderungen sind es doch offenbar, denen v. Baer den Begriff der „untergeordneten Typen" entnahm (Nr. 8 I S. 219). Denn das Lagerungsverhältniss der Theile kann an sich nicht abändern, ohne den Typus zu verlassen; die auf den „Grad der Ausbildung" begründeten untergeordneten Typen können aber nach ihrem Wesen unmöglich einem anderen Begriffe anheimfallen als der Haupttypus. Ausserdem wird die allgemeine Gliederung in die morphologischen Elemente (Segmente vgl. Nr. 8 II S. 82) von v. Baer unter den Merkmalen des Wirbelthiertypus aufgeführt (Nr. 8 I S. 211), während sie ihm in der Entwickelung unbekannt blieb. Ergibt sich aber schon aus dem Angeführten, wie wenig sein Schema der Entwickelung sich mit dem Typischen deckt, so kann man ferner im Hinblicke auf den praktischen Werth jener Aufstellungen fragen, ob denn überhaupt das Lagerungsverhältniss der Haupttheile des erwachsenen Thieres und seines Embryo immer in voller Uebereinstimmung bleibt? Ich glaube die verneinende Antwort nicht besser begründen zu können, als mit dem Hinweise darauf, wie v. Baer selbst in richtiger Konsequenz seiner Bestimmung des Typus Asterien und Coelenteraten nicht zu trennen, die Holothurien dagegen mit den ersteren nicht zu verbinden vermochte (Nr. 8 I S. 208).* Und wenn wir schliesslich sein eigenes Geständniss lesen, dass er bei der mangelhaften Kenntniss von der

* Vgl. v. Baer, Beiträge zur Kenntniss der niederen Thiere VII. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Tom. XIII. P. 2.

* Ich werde wohl noch Gelegenheit finden zum Beweise, dass die gegenwärtige Eintheilung der genannten Thiere gewiss eine richtige, aber eben darum gegenüber der noch giltigen v. Baer'schen Lehre weder konsequent noch genügend begründet ist.

Entwickelung der Thiere überhaupt die verschiedenen Typen nicht aus jenen erkannt, sondern „nach den ausgewachsenen Thierformen aufzustellen“ versucht habe, so werden wir uns um so leichter zu der Behauptung entschliessen, dass er den Begriff des Typus auch für die Wirbelthiere weniger als Embryolog wie als Anatom begründete (Nr. 8 I S. 244). Genau genommen, konnte er es auch nicht anders. Die von ihm erst ins Leben gerufene morphologische Entwickelungsgeschichte (vgl. Nr. 8 I S. 163 u. flg., II S. 65 u. flg.) der Wirbelthiere bot nur äussere Erscheinungen dar, deren Gesetzmässigkeit er nicht auf innere Ursachen, sondern lediglich auf die Erfahrung zurückzuführen wusste. Jetzt wissen wir aber, dass diese Erfahrung ungenau war in Betreff des Schemas selbst, und unzureichend, weil z. B. die röhrenförmige Umbildung des Centralnervensystems nach ihrer äusseren Erscheinung für die Knochenfische keine Geltung hat. Die Gesetzmässigkeit kann daher nur im Kausalzusammenhange und in der Stetigkeit der ersten fortwirkenden Ursachen beruhen; unzweifelhaft waren aber sowohl die Kenntniss derselben als auch das Bedürfniss darnach nur sehr ungenügend entwickelt. Sowie aber die Nothwendigkeit der bezüglichen Annahmen anerkannt wird — denn über die Hypothese kommen wir dabei zunächst nicht hinaus —, ist auch zugleich eine gewisse Form derselben vorgezeichnet. Ein uniformes Kausalgesetz würde uns nur eine vollständige, unabänderliche Gemeinschaft der Formen bieten, wie sie überhaupt nicht besteht; erst die Verbindung mechanischer Nothwendigkeit und innerhalb gewisser Schranken flüssiger Formbedingungen gestattet uns, von der Grundlage gemeinsamer Grundformen die mannigfachsten „Variationen“ abzuleiten und dadurch die Gesammtheit der morphologischen Erscheinungen unter ein gemeinsames Gesetz zu stellen. Allerdings muss es darnach scheinen, als ob wir damit zugleich die Grenzen für die praktische Bestimmung des Typus einbüssten. Denn wenn derselbe im Grunde auf jenes Kausalgesetz bezogen wird, von dem aber auch jede in der morphologischen Entwickelung des Individiums auftretende Veränderung abhängig ist, so hätten wir eigentlich so viele Typen als verschiedene Thierformen. In gewissem Sinne ist dies auch richtig; ja wir könnten sogar konsequenterweise von einem Typus der Organe reden. Aber ebenso wie ich den Begriff der morphologischen Entwickelung in bestimmter und natürlicher Weise beschränkte, freilich ohne absolute Grenze, die wir aber auch nicht suchen, lässt sich dasselbe auch für den Typus durchführen, indem man ihn eben nur auf jene Entwickelung bezieht. Und zwar liegt darin keine Willkür; denn indem das in der morphologischen Entwickelung ausgedrückte

Formgesetz, dessen Grenzen ein nicht geringes Mass verschiedener individueller Ausbildung gestatten, auch aus allen Veränderungen des ausgewachsenen Thieres — bei den Wirbelthieren durchweg, sonst in der überwiegenden Anzahl der Arten — immer wieder hervortritt, gab es eben Veranlassung zur Aufstellung der thierischen Typen. Definiren wir also den Typus als die Höhe der morphologischen Entwickelung eines Thieres, so haben wir nicht nur ein Mittel, allgemeinere und untergeordnete Typen natürlich zu gruppiren, sondern auch überall dort, wo die Embryonalentwickelung mit der späteren Umbildung nicht übereinstimmt, in den Fällen der sogenannten Rückbildung, über den massgebenden Typus und endlich, wie ich später ausführen will, über den Zusammenhang und die Verwandtschaft der Typen eine Entscheidung zu treffen.

Die voranstehende Erörterung erscheint ganz natürlich zunächst nur als eine gegen v. Baer gerichtete Kritik. Hinter diesem Namen steht aber auch unsere gegenwärtige Wissenschaft, und ich will nicht läugnen, dass mein Widerspruch mehr dieser gilt als Demjenigen, dessen Namen sie decken soll. Denn was v. Baer überlieferte, das hat er ganz aus eigener Kraft geschaffen, die vielen reifen Früchte seiner Arbeit einem noch unangebauten Boden abgerungen; und auch an den unvollkommen gebildeten erkennt der aufmerksame Beobachter die verborgenen Ansätze richtiger Fortbildung. Bisher hat man aber nur das scheinbar Fertige beachtet und froh des leichten Besitzes es von Hand zu Hand gegeben, bis es gleich einer abgegriffenen Münze baar des ursprünglichen Gepräges nur noch das allgemeine Schema zeigte. Was soll uns aber dieses Schema, was soll uns die ganze v. Baer'sche Lehre, wenn ihre besten Keime unverstanden, unberührt liegen bleiben? Und dies zu einer Zeit, wo von einer anderen Seite dasselbe Ziel erreicht wird, zu dem uns v. Baer so viel des Weges gebahnt hat! — Aber allerdings konnte die Fortentwickelung nicht an jene hervorragenden Aussprüche und Ergebnisse anknüpfen, welche man gegenwärtig allein citirt und umschrieben findet, nicht an die rein anatomische Bestimmung des Typus, dessen Wesen alsdann dadurch nicht verändert wird, dass sein Bild sich im Embryo wiederfindet. Wohl aber bot v. Baer dadurch, dass er seine „morphologische Sonderung" d. h. die weitere Ausarbeitung der Primitivorgane, welche nicht zum Typus gehören sollte, dennoch typisch verlaufen sieht, ferner dadurch, dass er ein Hauptmoment des Wirbelthiertypus, die Gliederung, in seinem Schema der Entwickelung vermissen lässt, endlich durch die vielen verstreuten Andeutungen über die ausserordentlich frühe Begründung der individuellen Ausbildung Anhaltspunkte genug, den Zusammenhang von Typus und

Entwickelung weiter zu verfolgen, seine Lehre über das Schema hinaus zu immer steigender Vollkommenheit auszubilden. Die Anfänge dazu sind aber noch nicht zu verzeichnen.

Zum Schlusse muss ich noch erwähnen, dass ich alle diejenigen Beobachtungen, auf welche ich meine allgemeinen Ergebnisse gründete, nicht nur einseitig den Batrachiern entnommen, sondern grösstentheils auch an den Embryonen anderer Wirbelthiere habe bestätigen können. Am Forellenembryo habe ich die morphologische Entwickelung ohngefähr ebenso weit verfolgt wie an den Batrachiern, am Hühnchen zum grösseren Theile; dagegen konnte die eigentliche Embryonalentwickelung der Ringelnatter, des Maulwurfs, des Kaninchens und des Schafes nur nach vereinzelten Beobachtungen konstatirt werden. Ich kann sagen, dass ich bei allen diesen Untersuchungen eine vollkommene Uebereinstimmung der verschiedenen Embryonen in Bezug auf die morphologische Entwickelung des hier insbesondere zu erwähnenden mittleren Keimblattes, der Wirbelsaite, der Segmente und der Seitenplatten fand; und dass wo einmal die äussere Erscheinung abweicht, wir durch die übereinstimmende vorhergehende und nachfolgende Entwickelung gezwungen sind, für den fehlenden äusseren Nachweis die Unzulänglichkeit unserer Untersuchungsmittel anzuklagen. Dies bezieht sich eigentlich nur auf die Kopfsegmente, deren ursprüngliche Sonderung ich nur bei den Batrachiern nachweisen konnte; die histiologisch noch ungesonderten äusseren Kopfsegmente habe ich schon an jungen Forellenembryonen erkannt. Mir scheint es aber unzweifelhaft, dass die Bildungsursachen der übereinstimmenden Kopftheile überall auch die gleichen sind, und dass auch in diesem Falle der Widerspruch der äusseren Erscheinung sich ebenso lösen liesse wie am Centralnervensystem der Knochenfische und der übrigen Wirbelthiere.

Eine Kritik aller abweichenden Darstellungen über die allgemeine morphologische Entwickelung der Wirbelthiere hat hier keinen Raum. Da aber bisher nur ein einziger Embryolog, His, eine mechanische Erklärung einiger embryonalen Umbildungen unternommen hat, so darf ich diesen Versuch nicht mit Stillschweigen übergehen. — Zunächst bemerke ich, dass diese mechanische Begründung weder von den ersten Grundlagen der ganzen Entwickelung des Hühnerkeims oder überhaupt von einem konkreten Thatbestande ausgeht, noch über gewisse Embryonalanlagen hinaus durchgeführt ist. His beginnt mit dem

fertigen Keime, dessen wechselnde Mächtigkeit Wachsthumsdifferenzen und als deren Folge Faltungen hervorrufen soll (Nr. 109 S. 44. 45. 55. 65). Woher die Ungleichmässigkeit des Keimes, seine Schichtung, die Bildung des Axenstreifs stammen, erfahren wir nicht, auch nicht, welches die thatsächliche Anordnung der Wachsthumsdifferenzen sei. Ihre Wirkungen, eben die Faltungen seien anfangs nicht einmal gesetzmässig bestimmte sondern zufällige, und ein gewisses System derselben entwickele sich erst allmählich. Von diesen Falten existiren nun aber die zwei wichtigsten, die centrale Längsrinne und die centrale Querrinne, nach meinen Untersuchungen* überhaupt nicht; die übrigen künstlich gesonderten Hauptfalten beziehen sich auf die Abschnürung des Embryo. Ausserdem wird aber auch von Querfalten der Medullarplatten gesprochen, durch deren Einfluss die Gliederung der Urwirbel erfolgen soll (Nr. 109 S. 82). Dagegen muss ich bemerken, dass es auch beim Hühnchen gerade umgekehrt ist: die Segmentplatten gliedern sich durch eigene Querfalten, welche an ihnen zugleich oben und unten erscheinen, also auf einer Krümmung der ganzen Platten nicht beruhen können, und die Medullarplatten empfangen erst nachträglich vergängliche Eindrücke von den Segmenten. Im übrigen kommt die ganze Darstellung darauf heraus, dass „organisches Wachsthum“ der bereits vorhandenen Keimschichten durch die ihm gebotenen Formbedingungen, die aber nur theilweise bezeichnet werden, die Anlagen und deren Umbildungen hervorrufe. Abgesehen davon, dass ein bestimmtes und einheitliches, aber sich immer weiter gliederndes Kausalgesetz His unbekannt blieb, führte er im schroffsten Gegensatze zu der wenigstens theilweise versuchten mechanischen Erklärung so viele teleologische Momente (Bestimmung der Entwickelung durch die spätere Funktion der Theile) ein, dass seine ganze Arbeit das vergebliche Bemühen offenbart, die beiden schlechterdings unverträglichen Auffassungsweisen zu vereinigen und auszusöhnen. Dieser ganze Versuch ist ein beredtes Zeugniss dafür, wohin eine bedingungslose Wiederholung der v. Baer'schen Lehre führt. Denn alle Irrthümer derselben finden sich bei His wieder (animales und vegetatives Keimblatt, Primitivstreif, Bestimmung der Umbildung durch die „Wesenheit des Organs“); wenn sie aber dort mehr in der Reflexion angedeutet, als in irrigen Beobachtungen fixirt waren, wurde hier die Reflexion gar zu häufig zur Richtschnur der Beobachtungen.

* Ich verweise dafür auf den von mir angekündigten Aufsatz und auf die kurze Darstellung von der Entwickelung des Primitivstreifs, welche ich in den Schlussbetrachtungen des vorigen Abschnittes (IV. 1) gab.

3. Die Leistungen des Darmblattes.

Historische Uebersicht der bisherigen Untersuchungen.

Da ich den Aufsatz von Carus über die Bildung des Darmkanals in den Salamanderlarven nicht habe erhalten können, so muss ich die Nachrichten über die Entwickelungsgeschichte des Batrachierdarmes mit Huschke beginnen. Nach diesem Forscher verwandelt sich der ganze Dotter (Nahrungsdotter) in den Darmkanal. Derselbe sei gleich anfangs in einer runden Blase enthalten, welche sich mit dem ganzen Embryo streckt und dabei mit dem schmäleren Ende an die Mundfurche, mit dem dickeren im Grunde der Aftergrube sich befestige (Nr. 4 S. 617).

Funk's Ansicht geht im Gegentheile dahin, dass der Darmkanal in einer unter dem Rücken angehefteten rinnenförmigen Haut angelegt sei, welche den Dotter (Nahrungsdotter) erst allmählich umwächst, worauf dieser, im Innern des Darmes an einer Stelle angehäuft, sich allmählich auflöse.*

Rusconi behauptet dagegen, dass der Darm nicht aus einer Rinne entstehe, sondern auf folgende Weise. Während der Zusammenziehung des Afters bilde sich im Kopfe eine Höhle: die Mund- und Kiemenhöhle. Von dieser und zugleich vom After aus entwickeln sich alsdann Höhlungen in die in der Mitte liegende, unterdess länglich gewordene Dottermasse; und erst nachdem diese Höhlungen zusammengestossen, sei ein Darmkanal gebildet (Nr. 6 S. 55). Später gibt Rusconi von den Embryonen des Erdsalamanders an, dass die Dottermasse nicht von den Enden her, sondern von der Mitte aus durch Auflösung der Substanz ausgehöhlt werde (Nr. 39 S. 45).

v. Baer nähert sich wieder der Darstellung von Funk. Das vegetative Blatt bilde nach der Ablösung vom animalischen einen gleichmässigen Sack, „der dann, wenn der gesammte Embryo länger wird, sich auch verlängert, doch so, dass sich zwei Enden herausziehen, ein vorderes und ein hinteres. Jenes wird Munddarm oder zuvörderst nur Rachenhöhle, dieses Afterdarm. Obgleich ich nicht zugeben kann, dass der After vom Anfange an offen ist, so muss ich doch anerkennen, dass der After früher durchbricht als der Mund" (Nr. 8 II S. 288). „Die erweiterte Mitte, welche den Vorrath von unaufgelöstem Dotter bewahrt, vertritt in einiger Hinsicht die Stelle des Dottersackes, verdient aber

* Funk, de Salamandrae terrestris vita, evolutione, formatione tractatus. 1827.

diesen Namen nicht ganz, da sich hier nie ein Darmnabel bildet." „Um die Zeit des Ausschlüpfens ist die Centrallinie des gesammten Speisekanals in Form eines Kammes erhoben, und der senkrechte Durchschnitt lässt also zwei Hälften unterscheiden" (S. 294). An derselben Stelle wird gegen Rusconi hervorgehoben, dass der Darm von Anfang an hohl sei und es auch bleibe. „Ich habe die Schleimhaut des Darmes erkannt, wenn der Rücken des Embryo noch nicht geschlossen ist, und von diesem Augenblicke an nie aus dem Auge verloren." Die Darstellung der Bildung der Kiemenspalten findet sich bereits im vorigen Abschnitte.

An demselben Orte wurde auch schon mitgetheilt, wie nach Reichert die Mundhöhle entstehe. Alsdann fülle die noch übrige solide Dottermasse die ganze Bauchhöhle aus (Nr. 22 S. 34); später erhalte sie eine äussere Haut und werde endlich in einen Schlauch verwandelt (S. 35 u. flg.). Wie aber die Höhlung entstehe und wie dieselbe mit der Mundhöhle in Verbindung trete, finde ich nirgends angegeben. — Besondere Beachtung verdient die Angabe Reichert's, dass die innerste embryonale Darmschicht bloss die Anlage des Darmepithels sei (S. 39).

Auch Vogt's Anschauung von der Anlage des Darmkanals wurde bereits erwähnt. Nachdem die Bauchplatte die centrale Dottermasse oder den Dotterkern umwachsen, trenne sich von ihr eine besondere Haut für den Dotterkern ab, und der auf diese Weise entstandene Sack „ist der Darm, mit seiner Peritonealhülle, der erst später durch Faltungen röhrenförmig wird" (Nr. 26 S. 58). Indem das Kopfende vom Dotterkern sich ablösend nach vorn auswächst, entsteht zwischen beiden die Kopfvisceralhöhle (Mund- und Schlundhöhle), in welche der Sack des Dotterkernes später durchbreche; dasselbe geschehe am After (S. 67. 68).

Remak hat, wie ich bei der Bildungsgeschichte der Keimblätter angab, eine bestimmte Antwort auf die Frage nach dem Ursprung der Darmhöhle gegeben; aber er lehrte weiter, dass diese „primitive Nahrungshöhle" im ganzen Rumpftheile von hinten nach vorn fortschreitend sich wieder schliesse, sodass zuletzt nur ihr erweiterter Kopftheil, die Schlundhöhle, und wahrscheinlich auch die Afterhöhle bestehen bleiben (Nr. 40 S. 159). Alsdann bilde sich eine blindsackartige Fortsetzung der Schlundhöhle in den Drüsenkeim hinein, welche hinter dem Herzen beginne und in der Längsaxe des ersteren bis zur Afterhöhle vordringe. Dieser sekundäre und bleibende Nahrungskanal entstehe „durch ein gleichförmiges Auseinanderweichen der Zellen in der ganzen Axe des Drüsen-

keimes" (S. 160). Das Darmdrüsenblatt wie der ganze Drüsenkeim (Darmblatt und Nahrungsdotter) sollen sich in das Darmepithel verwandeln (S. 159. 160).

In meinem Aufsatze (Nr. 64 S. 110 u. flg.) habe ich die Beständigkeit der Rusconi'schen Höhle oder der primitiven Nahrungshöhle Remak's und ihre Umbildung in den bleibenden Darmkanal angegeben.

v. Bambecke schliesst sich durchaus an Remak an und glaubt, dass der Verschluss der primitiven Nahrungshöhle dadurch entstehe, dass bei der Streckung des Embryo der konvex gekrümmte Rücken mit dem Darmdrüsenblatte sich dem Drüsenkeime nähere (Nr. 63 S. 55. 56).

Ich habe in einem früheren Abschnitte ausgeführt, wie die embryonale Darmhöhle entsteht und wie im Bereiche derselben das Darmblatt sich von der sekundären Keimschicht ablöst (*Taf. II Fig. 30—34, Taf. III Fig. 55—57*). Durch diesen Ursprung beweist es eben seine Zugehörigkeit zu den übrigen Keimblättern, obgleich es gleich darauf mit der Dotterzellenmasse an den Berührungsstellen vollkommen verschmilzt. Der nächste Grund dieser Verbindung ist, wie mir scheint, kein anderer, als dass die Darmblattzellen bei ihrer relativen Unthätigkeit sich ihrem Wesen nach in demselben Masse den Dotterzellen nähern, als sie sich von den umgebenden Elementen entfernen, welche bei der raschen Entwickelung der betreffenden Anlagen sich andauernd verändern. Bei dieser Uebereinstimmung in der Beschaffenheit des Darmblattes und der Dotterzellenmasse kann natürlich von einer ganz bestimmten Grenze zwischen beiden nicht die Rede sein: ob in dem Grenzbezirke die einzelne Zelle sich dem einen oder anderen Theile anschliesst, hängt ganz gewiss von zufälligen Umständen ab. Doch gestattet die Kenntniss der weiteren Entwickelung die fernere Unterscheidung jener beiden Zellengruppen und die Annahme, dass ihre Grenze ohngefähr dem Uebergange des blattartigen Gefüges in die kompakte Masse entspreche. Man darf also sagen, dass, sowie die Darmhöhle anfangs in gleicher Weite und parallel der Eioberfläche sich unter dem Rücken hinzieht, auch das Darmblatt von hinten nach vorn eine gleichmässige Ausbreitung besitzt. Es bildet auf diese Weise die sphärische Decke eines Hohlraumes, dessen von der Dotterzellenmasse gebildeter Boden der Deckenwölbung ohngefähr entsprechend konvex vorragt. Diese Anschauung muss sich aber verändern, sobald mit der Entwickelung der Axenplatte die bleibende Richtungs-

linie des ganzen Körpers und ihre bestimmten Enden gegeben sind. Denn es wird daraus ersichtlich, dass der Darmraum und das Darmblatt, so lange man ihren Verlauf nach der Oberfläche der Keimblase bemisst, eigentlich über das spätere Kopfende hinausreichen, dass aber diese Verlaufsbestimmung durch die Ausbildung des Rückens ihren Werth verliert, indem nämlich dadurch dem vorgeschobenen Stücke die Aufgabe zufällt, auch den ventralen Abschluss des mit dem dorsalen Kopftheile hervorwachsenden Darmraumes zu bilden, wodurch die Dotterzellenmasse von der Begrenzung desselben ausgeschlossen wird (*Taf. II Fig. 33—38*). Es ergibt sich daraus ganz deutlich, wie jede Richtungsbestimmung der embryonalen Anlagen vom Rückentheile abhängt, sodass er schon in der gleichmässig verlaufenden Decke des ursprünglichen Darmraumes einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt scheidet. Jenen vom Anfang an vom Darmblatte allein umschlossenen Darmraum nenne ich den Vorderdarm; der sich dahinter anschliessende Abschnitt ist der Mitteldarm. Die Grenze beider Darmtheile ist aber anfangs nur an der Bauchseite abgesteckt, nämlich durch das Vorderende der Dotterzellenmasse, an dessen Fusse durch das sich eng anschliessende Darmblatt eine Tasche gebildet wird — die Anlage der Leber. Die seitliche und dorsale Grenze des Vorderdarmes kann man mit Rücksicht auf die spätere Entwickelung dicht hinter der hinteren Kopfgrenze annehmen und daher den ganzen Vorderdarm, wie es schon beim Kopfe ausgeführt wurde, anfangs als ein ausserordentlich flaches Gewölbe ansehen, welches während des Hervorwachsens des Vorderkörpers sich an seiner Basis zusammenzieht, gegen den Scheitel aber, der mit dem Vorderende des Kopfes zusammenfällt, so ausstülpt, dass die ursprünglich geringe Höhe des Gewölbes zur Axe des daraus hervorgehenden Blindsackes wird. Dass aber das betreffende Darmblattstück zur Auskleidung des hervorwachsenden Vorderdarms nicht ausreicht, daher vom Mitteldarme her ergänzt werden muss, erhellt schon daraus, dass das anfangs so bedeutende Uebergewicht des Mitteldarmes über den Vorderdarm allmählich zu Gunsten des letzteren abnimmt. Dabei ergibt sich aus dem Vergleiche verschiedener Mediandurchschnitte, dass die Zunahme des den Vorderdarm auskleidenden Darmblattes in Uebereinstimmung mit den früher geschilderten Vorgängen beim Hervorwachsen des Vorderkörpers keine gleichmässige sein kann. Die Verlängerung geht vom Rücken aus und bleibt in demselben überwiegend, sodass die Seiten- und Bauchtheile sich ihr nur nachträglich und langsamer anschliessen. Ferner nimmt der vordere Rückentheil in dem flachen Kugelsegment, welches

die ursprüngliche Anlage des Vorderkörpers darstellt, nur einen kleinen, peripherischen Kreisausschnitt ein, während die späteren lateralen und ventralen Theile den bei weitem grössten Theil der Scheibe umfassen. Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse ist es verständlich, dass die Verlängerung des hervorwachsenden Vorderkörpers wesentlich den Rückentheil betrifft, der Bauchtheil dagegen bei viel geringerer Verlängerung eigentlich nur umgelegt oder umgeschlagen wird, sodass für den ganzen Vorgang der Ausdruck einer Umrollung oder Faltung des Rückentheils (ähnlich dem Vorgange bei der Erhebung der Rückenwülste) richtiger erscheint als der einer gleichmässigen Ausstülpung eines Blindsackes. Als Folge davon ergibt sich, dass, wenn das zusammenhängende Darmblatt am Rücken stärker hervorgezogen wird, als es in den zunächst anstossenden Seitentheilen nöthig ist, in diesen quere Faltungen entstehen müssen. Die letzteren sind nun in der That in den Schlundfalten zu finden (*Taf. III Fig. 77, Taf. VI Fig. 100—102. 106. 107, Taf. VII Fig. 123—125, Taf. XIV Fig. 247. 248. 254*). Die erste Schlundfalte fällt mit der Abbiegung des Vorderkopfes zusammen und setzt ebenso wie jede weitere neu entstandene den fixen Widerstand, welcher die von hinten her wachsende Flächenausdehnung in rückwärts sich fortsetzenden Falten sich äussern lässt. Dabei passen sie sich anfangs den äusseren Segmenten des Hinterkopfes an; das vierte äussere Kopfsegment verliert aber durch seine Abplattung das bestimmende Relief, sodass die vierte und fünfte Schlundfalte in den Bereich dieses einen Segmentes fallen und es in drei Stränge spalten. Abwärts werden die Schlundfalten durch die Bildung des Perikardialraumes aufgehalten und beschränkt, welcher den Bauchtheil des Darmblattes in einer Flucht in die Höhe hebt (*Taf. II Fig. 37. 38, Taf. XVI Fig. 292*). Diese Hebung oder die Bildung der von mir so genannten Grenzfalte erfolgt unmittelbar vor dem Blindsacke der Leberanlage und reicht vorn bis zu der Stelle, wo das Darmblatt mit dem oberen Keimblatte in der Medianebene verschmolzen ist. Die eigenthümliche Lage der Grenzfalte, deren vorderer Abhang beinahe horizontal verläuft, verengt die vordere Hälfte des Vorderdarmes, den Kopfdarm, welcher anfangs gleich dem ganzen Abschnitte hinten breiter war als vorn, zu einer gleichmässigen Weite; und der dadurch steil gehobene hintere Abhang der Grenzfalte vertieft wiederum die Leberanlage, welche alsdann auch durch die gerade vordere Wand der Dotterzellenmasse vom Mitteldarme genauer gesondert wird, sodass der darüber liegende hintere Abschnitt des Vorderdarmes, der Vordarm, als ein besonderes, freilich noch sehr kurzes Verbindungsstück zwischen Kopf-

und Mitteldarm erscheint. So sehen wir also die Umbildungen des Darmblattes im Vorderdarme in vollständigem Anschlusse an diejenigen der beiden anderen Keimblätter erfolgen, ohne dass man dabei wie bei der ersten Entstehung der Rückenanlagen Veranlassung fände, jene Umbildungen in erster Linie einer aktiven Theilnahme der Darmblattzellen durch selbsterzeugte Verschiebungen zuzuschreiben. Natürlich fehlt eine solche Thätigkeit des Darmblattes nicht ganz; ihre geringe Energie erhellt aber schon aus der relativ unbedeutenden Verkleinerung der Darmblattzellen, welche erst später ganz augenscheinlich wird.

Der Mitteldarm reicht so weit als die Dotterzellenmasse, d. h. bis nahe an die RUSCONI'sche Oeffnung. Da aber deren Randwulst durch die kreisförmige RUSCONI'sche Spalte rundum von der Dotterzellenmasse abgelöst wurde, so bleibt der ventrale Theil dieser vertieften Spalte, während der dorsale sich zum ganzen Darmraume erweitert, als eine Tasche zurück, welche aus dem Entstücke des letzteren sich zwischen die Dotterzellenmasse und den Randwulst schiebt. Am Hinterende des Mitteldarmes bildet sich also ein ähnlicher kurzer, nach unten taschenförmig vertiefter Darmabschnitt aus, wie er vorn im Vorderdarme besteht; ich nenne ihn den Hinterdarm. Aus seinem oberen Theile wird in der früher geschilderten Weise durch den hervorwachsenden Schwanz der Schwanzdarm ausgezogen (*Taf. II Fig. 37. 38*). Die weitere Untersuchung dieser Darmabschnitte hat mit dem wichtigsten, dem Mitteldarme anzufangen. Er umfasst den grössten Theil der ursprünglichen Darmhöhle und hat anfangs eine weite, in Folge des auch in der Querrichtung konvexen Bodens halbmondförmige Lichtung (*Taf. III Fig. 57. 58. 62*). Diese verändert sich im nächsten Verlaufe der Entwickelung in ganz auffallender Weise (*Taf. IV—VII*). Die Abplattung und Einsenkung des Rückens muss ihn natürlich der Dotterzellenmasse nähern, die Höhle des Mitteldarmes also ebenfalls von oben her abplatten; die gleichzeitig sich entwickelnde seitliche Zusammenziehung und Verlängerung des Rückens äussert sich in der darunterliegenden Darmlichtung in ähnlicher Weise: indem die Dotterzellenmasse sich jener Veränderung anpasst, muss die Darmlichtung überhaupt an Umfang verlieren, was sich auch in rasch steigendem Masse offenbart. Für ihre Formveränderungen ist besonders zu beachten, dass das Darmblatt längs der Wirbelsaite mit derselben innig verbunden bleibt. Wenn nun die in die Höhe und alsbald auch abwärts wachsenden Segmente die vom Darmblatte gebildete Decke des Mitteldarmes von den Seiten zusammenpressen, wird es in der Medianebene dachrfömig gebrochen (*Taf. V Fig. 93. 94*).

Der obere rinnenförmige Theil der Höhle heisst die Darmrinne. Es ist klar, dass mit dem Fortschritte aller jener die Darmhöhle beeinflussenden Umbildungen des Rückens und der sich ihm zunächst anschliessenden Seitentheile die Lichtung immer kleiner wird, ihre seitlichen Buchten endlich ganz schwinden, und darauf bei immer steilerer Aufrichtung der beiden Dachhälften der untere Theil der Höhle mit der Darmrinne zu einem engen Kanale zusammenfliesst, an dessen Seiten das verdickte Darmblatt ganz allmählich und unmerklich in die Dotterzellenmasse übergeht (*Taf. VII Fig. 137—139*). Die während dieser Zusammenziehung wechselnden Formen der Lichtung — herzförmig, dreieckig, aufrecht spaltförmig, rundlich — mögen in den Abbildungen verfolgt werden; sie haben keine andere Bedeutung als der Ausdruck zu sein für den fortgesetzten Seitendruck auf die oben der Länge nach angeheftete Decke und den dicken Boden des Mitteldarmes. Zuletzt wird der Kanal so eng, dass er nur auf sehr reinen Durchschnitten zu erkennen und wohl desshalb bisher übersehen worden ist (*Taf. XX Fig. 362*). An beiden Enden des Mitteldarmes erweitert er sich abwärts einerseits in den Blindsack des Vordarmes andererseits des Hinterdarmes (Leberanlage — Afterdarm).

Wenn man die bezeichnete Umbildung des Mitteldarmes verfolgt und etwa Querdurchschnitte der ersten und der letzten Form neben einander stellt, so dürfte bei der Wahrnehmung von der ausserordentlichen Abnahme seiner Lichtung die Frage sich aufdrängen, wo denn die Masse des ursprünglich breiten Darmblattes geblieben und wo fernerhin seine Grenze gegen die Dotterzellenmasse zu suchen sei. Darauf ist einmal auf die allgemeine Verlängerung des Darmes hinzuweisen, wobei in ähnlicher Weise wie am Rücken die Zellenmassen aus der Breite in die Länge verschoben werden. Davon wird der Mitteldarm noch stärker als die übrigen Abschnitte betroffen, da er von seinem ursprünglichen Antheile am Darmblatte sowohl in den Vorderdarm wie auch zur Bildung des Schwanzdarmes Theile abgeben muss. Immerhin würden alle diese Gründe nicht genügen, um das Missverhältniss in der Masse der Decke des Mitteldarmes am Anfange und am Ende seiner bezüglichen Umbildung zu erklären. Daher muss ich annehmen, dass die Ränder des Darmblattes späterhin nicht dort zu suchen sind, wo es an die Dotterzellenmasse stösst, sondern weiter abwärts, dass es mit anderen Worten nicht mehr bloss die Decke der Darmhöhle bildet, vielmehr angefangen hat jene Masse oder den Nahrungsdotter zu umwachsen. Diese Annahme findet nun an den Enden des Mitteldarmes ihre klare Bestätigung. Das Darmblatt nimmt an der Umwandlung des ganzen Darmraumes

offenbar einen viel intensiveren Antheil als der Nahrungsdotter, welcher dadurch nur einfach verlängert wird. In Folge der Verschiebungen und des damit verbundenen Seitendruckes nehmen daher die Zellen der freiliegenden Darmblatttheile überall eine längliche, cylindrische oder keilförmige Gestalt an, während die weniger bewegten Dotterzellen in ihrer Masse rundlich bleiben (*Taf. IV bis VII*). Jene Cylinderzellen des Darmblattes sehen wir nun am Vordarme und am Hinterdarme in den Bereich der Dotterzellenmasse vorrücken und die Darmlichtung vollständig umwachsen, wobei sie sich in einer einfachen Schicht von der Dotterzellenmasse ablösen (*Taf. XIV Fig. 249. 250. 253. 256*, *Taf. XVII Fig. 313*, *Taf. XXI Fig. 372*). Diese Trennung erscheint ebenso als nothwendige Folge des Vorübergleitens der Darmblattzellen an der Dotterzellenmasse*, wie sie andererseits dasselbe voraussetzt; denn die Annahme, dass die jene Lichtung begrenzenden Dotterzellen sich ohne nachweisbare Veranlassung den Darmblattzellen angepasst und darauf von den übrigen abgesondert hätten, diese Annahme würde zu jenen „lokalen Differenzirungen" gehören, welche im Grunde genommen eine inhaltlose Umschreibung einer Erscheinung sind. Natürlich lege ich aber hierbei, wie ich schon im Eingange dieser Beschreibung bemerkte, auf die einzelne Zelle kein Gewicht, sodass eine solche ebensowohl aus der Dotterzellenmasse in die Bewegung und damit in den Bestand des Darmblattes aufgenommen, als gelegentlich aus dem letzteren ausgestossen werden kann, um dann der relativ ruhenden Dotterzellenmasse und ihren Schicksalen anheimzufallen. In dieser Weise wird also zuerst der Blindsack und dann auch der obere Theil des Vordarmes von unten auf ganz vom Darmblatte umwachsen und von der dahinter liegenden Dotterzellenmasse getrennt, ebenso aber auch der Hinterdarm nach vorn zu gegen dasselbe abgeschnürt (*Taf. XIII Fig. 241*, *Taf. XXI Fig. 372. 377*). Dass diese Entwickelung des Darmblattes im Gegensatze zu den früheren Umbildungen auf einer selbstthätigen Flächenausbreitung desselben beruhe, erhellt schon aus der gleichzeitigen Entwickelung der aus den betreffenden Darmabschnitten hervorsprossenden Organe (Leber, Bauchspeicheldrüse, Harnblase); denn diese Entwickelung erscheint freilich durch die umgebenden Theile bedingt, nicht aber durch dieselben veranlasst. Wenn wir nun jene Abschnürung weiterhin von beiden Enden her gegen die Mitte des Mitteldarmes fortschreiten sehen, so

* Ich verweise hierbei auf meine Erklärung von der ähnlichen Sonderung der sekundären Keimschicht.

wäre es willkürlich dafür andere Ursachen anzunehmen als diejenigen, welche sich für die Endabschnitte als die wahrscheinlichsten ergaben. Und in der That finden wir, dass die Cylinderzellen auch am ganzen Mitteldarme bis in die Masse der Dotterzellen hinabreichen; wenn aber die Abschnürung in der Mitte des Mitteldarmes nicht erfolgt, so darf es uns ein Zeichen sein, dass jene Zellen weder so schnell noch so weit vorrücken wie an der Grenze der anstossenden Darmtheile, also die Dotterzellenmasse von dem Umfange der Lichtung nicht ausschliessen. Während nun die vorderen und hinteren Darmabschnitte sich vom Nahrungsdotter abzuschnüren beginnen, wird an seiner Oberfläche das embryonale Blut gebildet und in das anliegende mittlere Keimblatt (Visceralblatt) abgeführt (*Taf. XIV Fig. 264. 265, Taf. XXI Fig. 372. 377*). Wird schon dadurch die Masse des Nahrungsdotters reducirt, so geschieht es noch viel mehr durch die bald ersichtliche Auflösung seiner centralen Theile: die Zwischenräume der Zellen vergrössern sich zu unregelmässigen Lücken, diese fliessen theilweise zusammen und enthalten einzelne freie Zellen, deren zerfressenes Aussehen ihren Zerfall andeutet (*Taf. XX Fig. 361, Taf. XXI Fig. 373*). Diese Auflösung nähert sich aber sehr bald der Darmlichtung, sodass diese endlich mit dem dadurch geschaffenen Raume zusammenfliesst. Während so der Nahrungsdotter dem gänzlichen Schwunde entgegengeführt wird und dadurch zur Vergrösserung der Darmhöhle beiträgt, verbreitet sich die Lage der cylindrischen Zellen längs des anliegenden Visceralblattes über die Reste des Nahrungsdotters, welche auf diese Weise in das Innere des Darmblattschlauches aufgenommen werden. So wird also die Darmhöhle endlich vollständig vom Darmblatte ausgekleidet, dieses in einen ganz geschlossenen Sack verwandelt, welcher in seiner Mitte die Reste des Nahrungsdotters umschliesst und später vorn und hinten in Mund und After nach aussen durchbricht. In der weiteren Entwickelung wird diese innerste und ursprüngliche Auskleidung der Darmhöhle zum Darmepithel.

Zum Schlusse dieser Beschreibung der allgemeinen Umbildungen des Darmblattes fasse ich die wichtigsten Ergebnisse kurz zusammen. Es entwickelt sich an der inneren, unteren Fläche der sekundären Keimschicht, soweit dieselbe von der Dotterzellenmasse durch die embryonale Darmhöhle getrennt wird, bildet also die Decke dieser Höhle und ruht mit seinem Rande auf dem Boden der letzteren oder eben auf der Dotterzellenmasse. Die Darmanlage* der Ba-

* Man kann das Darmblatt als Anlage des wesentlichsten Darmtheiles, nämlich des

trachier ist also anfangs einem Segmente einer Hohlkugel zu vergleichen. Indem aber ein mittlerer Theil derselben nach zwei entgegengesetzten geraden Richtungen hervorgezogen wird, entstehen an beiden Enden dieser Bewegung blindsackartige Ausstülpungen (Kopf- und Schwanzdarm). Am Vorderende wird das es im Halbkreise umgebende Darmblattstück in die Bauch- und Seitentheile der Ausstülpung umgeschlagen, und die vorherrschend im Rücken sich offenbarende Flächenausdehnung ruft daher in den anstossenden Seitentheilen, welche eine gleiche Ausdehnung nicht bedürfen, die queren Schlundfalten hervor. Am Darmblatte des Schwanzdarmes, welcher nicht in dieser Weise vorgeschoben, sondern an dem am Rückenmarksende befestigten Zipfel allmählich und gleichmässig hervorgezogen wird, fehlt aus diesem Grunde und wohl schon wegen der engen Röhre jede Faltung. Ausserdem wurde der Mitteltheil des Darmblattes von beiden Seiten zu einer abwärts gegen die Dotterzellenmasse offenen Rinne umgebildet, deren Randöffnung durch die eingefügte Dotterzellenmasse verschlossen wird. Alle diese Umbildungen erfolgen unter dem unmittelbar bewegenden Einflusse der übrigen Keimblätter. Weiterhin äussert sich aber die eigene Thätigkeit des Darmblattes darin, dass es jene Blindsäcke noch weiter von der Dotterzellenmasse abschnürt und zuletzt von den Rändern der offenen Mitteldarmrinne aus jene Masse umwächst und endlich in den vollkommen geschlossenen Darmsack aufnimmt. — Ich brauche nicht näher zu erörtern, wie diese Entwickelung des Darmblattes der Batrachier mit derjenigen des Hühnchens übereinstimmt; aus meiner Beschreibung wird man diesen allbekannten Entwickelungsgang wiedererkannt haben. Eines nur soll hier hervorgehoben werden. Die Entstehung des Kopfdarms sollte nach meiner Ansicht auch bei den Embryonen der Amnioten als ein in Bezug auf das Darmblatt passiver Vorgang nicht derjenigen des Hinterdarms gegenübergestellt werden, sondern nur derjenigen des Schwanzdarms, welcher allerdings bisher noch nicht bekannt war, aber nachdem ich ihn auch am Forellenembryo erkannte, sich wahrscheinlich auch bei anderen Wirbelthieren finden dürfte. Wenn man aber abgesehen von der äusseren Erscheinung nur nach den Bildungsursachen urtheilt, so erscheint die Abschnürung des Vor- und des Hinterdarms, welche zugleich auch alle wesentlichen Abschnürungsorgane des Darmkanals erzeugen, als ein gleichartiger Vorgang. — Im Forellenembryo ist die Entwickelung des Darmblattes im

---

Epithels, schlechtweg als Darmanlage bezeichnen, sowie man von den Hirn-, Rückenmarks- und Sinnesanlagen spricht, welche gleichfalls nur die essentiellen Theile der betreffenden Organe enthalten.

wesentlichen dieselbe wie bei den genannten Thieren. Nur ist bei der anfänglich geringen Abschnürung des Vorderkörpers der ursprüngliche vordere Umschlag ein sehr beschränkter und muss die seitliche Umwachsung der Darmlichtung durch das Darmblatt viel weiter vorn beginnen als beim Hühnchen, wo sie auch schon vor der Leberanlage anzufangen scheint. Auch ist die äussere Erscheinung insofern eine abweichende, als die Decke der embryonalen Darmhöhle nicht gewölbt ist, sondern durch den tief eingesenkten Rückentheil konvex in den Nahrungsdotter eingedrückt wird, sodass die ganze Darmhöhle nur in einer Spalte angelegt ist. Die seitliche Umwachsung wird also jederseits an dem höheren Seitentheile des Darmblattes in einer enggeschlossenen (Vorderdarm) oder flachen Längsfalte (Mitteldarm) beginnen, welche sich abwärts und einwärts gegen die Medianebene vorschiebt, um dort mit der anderseitigen zu verwachsen. Am Hinterdarme ist dagegen die Abschnürung sehr deutlich, und seine weit offene, blasenförmige Höhle hat offenbar Kupffer die Deutung dieses Darmtheils als einer Allantois nahegelegt (Nr. 105 S. 67—70). Oellacher hat diesen blasenförmigen Hinterdarm ebensowenig wie dessen Fortsetzung in den Schwanzdarm gekannt; auch die Spalten zwischen den gefalteten Darmblatttheilen hat er übersehen und daher irrigerweise die Darmanlage in allen Körperregionen als eine solide Masse beschrieben, welche sich erst verhältnissmässig spät im Innern aushöhle (Nr. 107 S. 70. 73). Die Veranlassung zur Bildung der Schlundfalten ist im Forellenembryo ebenfalls mit anderen äusseren Erscheinungen verbunden als bei den Batrachiern und Amnioten. Sie entwickeln sich, bevor der Vorderkörper frei geworden ist, und es könnte somit scheinen, als wäre die von mir angeführte Bildungsursache dort nicht vorhanden. Aber der Forellenembryo führt erst zur Zeit der Bildung seiner Schlundfalten die Umbiegung der vorderen Hirnhälfte und der ihr unten angeschmiegten Theile, also auch des medialen Darmblatttheils aus, wobei der letztere der zur starken Biegung nöthigen Ausdehnung allein ausgesetzt ist und daher auch ohne die äussere Abschnürung des ganzen Vorderkörpers dieselben Ursachen der Schlundfaltenbildung hervorruft, welche ich bei den Batrachiern erwähnte.

Wenn ich nun auf Grund meiner eigenen Beobachtungen konstatiren kann, dass der Darmkanal bei den Batrachiern und Knochenfischen nicht nach der äusseren Erscheinung, aber nach den Bildungsursachen, ihren Wechselwirkungen und endlichen Erfolgen durchaus ebenso sich entwickeln, wie es beim Hühnchen schon lange bekannt war, so ist doch eine solche Uebereinstimmung gerade für die Batrachier von allen neueren Embryologen in Abrede gestellt worden. —

Remak war der erste, welcher den Ursprung der Darmhöhle richtig angab. Indem er aber dieselbe zum grössten Theile wieder vergehen liess, kam er auf den Irrthum Rusconi's zurück: die Dotterzellenmasse, der „Drüsenkeim", sollte bloss ein verdickter Darmblatttheil sein und sich von innen aushöhlen. Daher verliert auch die Angabe Remak's ebenso wie diejenige Reichert's über die Epithelnatur der späteren innersten Darmschicht ihre volle Bedeutung; denn es wurde dabei die Kontinuität zwischen dieser Schicht und der ursprünglichen blattartigen Anlage aufgegeben. Die einzigen zutreffenden Darstellungen über die morphologische Umbildung des Darmblattes finden wir nur in der älteren Zeit. Nachdem schon Funk das Auswachsen einer rinnenförmigen Darmanlage rund um einen Nahrungsdotter in den gröbsten Zügen richtig angegeben, wurde diese Beobachtung von v. Baer durchaus bestätigt. Und meine eigenen Untersuchungen geben eigentlich nur die nähere Ausführung und Begründung jener Angaben. Denn es ist die Dotterzellenmasse, wie ich es schon auseinandergesetzt habe, nichts anderes als ein bloss vollständig zerklüfteter Nahrungsdotter: er erzeugt das Blut und zerfällt, in den Darm aufgenommen, zu einer breiigen Masse, welche unzweifelhaft die erste Nahrung des Embryo darstellt. Auch die Bildung der Schlundfalten ist zuerst von v. Baer sorgfältig untersucht und die Zahl derselben richtig angegeben worden.

Noch auf einen Punkt bei dem Vergleiche der verschiedenen Embryonen möchte ich aufmerksam machen. Es ist ganz allgemein üblich, den Raum zwischen dem Darmblatte und dem Nahrungsdotter, den man an Batrachierembryonen als Darmhöhle gelten lässt, bei den übrigen Wirbelthieren als Keimhöhle (Furchungshöhle) zu bezeichnen. Dies rührt offenbar daher, dass man die Substituirung der ursprünglichen und eigentlichen Keimhöhle durch die Darmhöhle, welcher Vorgang bei den Batrachiern seit Remak's Untersuchungen bekannt geworden ist, am Hühnchen bisher nicht erkannt hat. Wenn man aber einmal die ganze Bedeutung des fertig geschichteten Keims als einer den Nahrungsdotter umwachsenden Gastrula bei allen Wirbelthieren richtig erfasst hat, so darf man wohl auch nicht in den Namen mehr die Verwechselung der Centralhöhle der primären Keimblase (Furchungs-, Keimhöhle) mit dem Innenraume der Gastrula (Darmhöhle) zulassen.

Schliesslich habe ich noch eine Bildung des Darmblattes zu erwähnen, welche wegen der unscheinbaren Rolle, die sie unter den allgemeinen Entwickelungsvorgängen des Embryo spielt, bisher kaum erwähnt wurde — ich meine den Axenstrang des Darmblattes (vgl. Nr. 64 S. 99. 115). Ich bemerkte

bereits in der voranstehenden Beschreibung, dass die Dachform des Darmblattes daher rühre, dass es in der Medianebene von der Wirbelsaite festgehalten werde, während die Seiten hinabgedrückt würden. Da nun sowohl der Zug nach unten als der Zusammenhang mit der Wirbelsaite fortdauern, tritt endlich eine Kontinuitätstrennung ein, indem die obere Kante des Darmblattes sich von der übrigen Masse des Blattes löst und als rundlicher Strang an der Wirbelsaite hängen bleibt (*Taf. VII Fig. 138. 139*). Diese Bildung vollzieht sich in der ganzen Länge des Darmblattes ohngefähr von der Mitte des Vorderdarms an bis zum Ende des Schwanzdarms (*Taf. XIII Fig. 235—245, Taf. XXI Fig. 372*). Ich habe diesen Axenstrang des Darmblattes, über dessen Bedeutung ich erst in der speciellen Entwickelungsgeschichte mich auslassen kann, und welcher bisher unbekannt war, auch im Forellenembryo in gleicher Ausdehnung angetroffen.

V. Das Centralnervensystem.

Historische Uebersicht der bisherigen Untersuchungen.

In der speciellen Entwickelungsgeschichte des Centralnervensystems geht Rusconi von dem retortenförmigen Zustande desselben aus (vgl. Nr. 6 S. 24 und flg.). Die Cerebromedullarröhre bestehe dann noch aus zwei Seitenhälften, welche in der Medianebene zusammenstossen ohne ganz mit einander zu verwachsen. Die Umbiegungsstelle des Hirnes bilde die Grenze zwischen zwei Anschwellungen, aus deren hinterer das verlängerte Mark, aus der vorderen das kleine Gehirn entstehe; am vordersten Ende des Hirnes bedeuten die seitlichen Höcker die Anlagen der Geruchsorgane (prolongements olfactifs), zwischen denen das Grosshirn und die Lobi optici liegen (Nr. 6 S. 25). In der Folge schnüren sich die Anlagen der Geruchsorgane vom Hirne ab und stülpen sich von vorn her becherförmig zu den Nasengruben ein (Nr. 6 S. 26, Nr. 39 S. 59). Die obere Naht des Hirnes öffne sich zu einer klaffenden Spalte, welche sich in den Lobi optici und dem verlängerten Marke bedeutend erweitere, wogegen in dem soliden Kleinhirne sich eine innere durch die dünne Decke dreieckig durchschimmernde Höhle bilde; darunter verwachsen die Ränder des verlängerten Markes (Aquaeductus Sylvii). Während der deutlicheren Absonderung aller Hirntheile ziehe sich das ganze Hirn zurück, sodass auch die nach unten abgebogene Hälfte mit dem Rückenmarke in eine Ebene zu liegen komme (Nr. 6 S. 27—30, Taf. IV Fig. 5). An der Hirnbasis liege hinter den durch eine Furche getrennten Grosshirnhemisphären der Boden des dritten Ventrikels in Gestalt eines Dreiecks, dessen Spitze nach vorn gerichtet sei und dessen Basis von den zusammenstossenden Sehnerven gebildet werde. Daran schliesse sich rückwärts

ein den Corpora candicantia vergleichbarer Hirntheil mit freiem, in der Mitte eingeschnittenem hinteren Rande (Nr. 6 S. 32). Das verlängerte Mark werde später von einem Plexus chorioideus verschlossen, dessen hinterer Rand frei sei (S. 33); die Vorderenden der Grosshirnhemisphären verschmelzen mit einander, sodass die Seitenventrikel dort kommuniciren (S. 34). Die Zirbel soll erst median getheilt sein, dann zwei hintere Stiele und nach deren Verwandlung in ein medianes Septum zwei vordere Stiele zur Verbindung mit den Sehnervenlappen erhalten (S. 27—29. 34). — In der Entwickelungsgeschichte des Erdsalamanders schliesst sich Rusconi der früher bekämpften Ansicht an, dass der von ihm als Kleinhirn gedeutete Theil dem Vierhügel, und das Dach seines Aquaeductus Sylvii dem Kleinhirne entspreche (Nr. 39 S. 57).

Ueber die weitere Entwickelung des embryonalen Hirnes theilt uns v. Baer Folgendes mit. „Das Hirn ist ursprünglich noch weniger vom Rückenmarke geschieden als in den höheren Thieren; es ist auch viel weniger übergebogen als in diesen, doch fehlt die Krümmung keineswegs ganz. Durch sie wird der Hirnanhang früh nach unten und hinten gedrängt." „Noch ehe die Rückenfurche völlig geschlossen ist, kann man die vorderen Abtheilungen des Hirnes unterscheiden; ja man sieht schon Unebenheiten in der inneren Fläche, welche zum Theil die beginnenden Ausstülpungen der drei Sinnesnerven sind. Man kann auch hier, obgleich unter veränderten Formen, zuerst drei Hauptabtheilungen unterscheiden, die sich später in dieselben morphologischen Elemente theilen, welche wir im Hirne der mit einem Amnion versehenen Embryonen erkannt haben. Nur erlangt bei den Embryonen der Batrachier keine Abtheilung ein auffallendes Uebergewicht über die andere, wenn auch einige Zeit hindurch das Mittelhirn etwas mehr sich erhebt als die anderen Theile. Aus diesem Grunde und weil das gesammte Hirn gleich Anfangs übergebogen war, ist später, wenn das Hirn sich gerade stellt, geringere Zusammenknickung der einzelnen Abtheilungen. Am meisten wird der Uebergang aus dem Mittelhirne zum Hinterhirne eingeknickt" (Nr. 8 II S. 287). „Das Vorderhirn wächst zwar in späterer Zeit mehr als die andern und verlängert sich desshalb nach hinten, allein es schreitet darin nicht weit vor, und so kommt es, dass die Sehhügel nicht vollständig von den Hemisphären überdeckt, viel weniger umschlossen werden, wie in den Säugethieren. Eine mittlere Einsenkung ist auch im Frosche lange vor dem Auskriechen da und scheidet die beiden Seitenventrikel". „Das Zwischenhirn reisst auch in den Batrachiern im vorderen Theile seiner Decke auf, weshalb die Sehhügel entblösst liegen, sobald sie da sind.

Der hintere Theil der Decke erhebt sich um die Zirbeldrüse zu bilden." „Doch erhebt sich die Zirbeldrüse in den Batrachiern sehr wenig." „Dass es das Zwischenhirn ist, aus welchem die Augen sich hervorgestülpt haben und dessen Höhlung nach unten in den Hirnanhang sich verlängert, lässt sich erwarten. Das Mittelhirn (Vierhügel) hat während seiner stärkeren Entwickelung so viel Ausdehnung erhalten, dass es sich beim Geradestrecken des Hirnes über den verengten Uebergang zum Hinterhirne (kleines Hirn) und über das schmale Band, was das Hinterhirn darstellt, hinüberneigt." „Das Hinterhirn hat so wie das Nachhirn keine Decke, sobald die Hirnhäute sich völlig gesondert haben." Nur der verengte Uebergang aus dem Mittelhirne sei vollständig cylindrisch oder ringförmig und bilde daher oben eine schmale Binde und kaum merkliche Seitenflügel. „Zuletzt bildet die Gefässhaut hinter dieser Brücke noch das von Carus beschriebene Blättchen, das wie eine Klappe den vorderen Theil der vierten Hirnhöhle überdeckt, gleichsam als Ergänzung des sogenannten Wurmes vom kleinen Hirne. Das Nachhirn zeigt ausser einer allgemeinen Verstärkung seiner Wände und einer Verengerung der offenen Höhle wenig Veränderungen" (Nr. 8 II S. 292—293). — Die Rückenmarks- und Hirnhäute hält v. Baer für ein Erzeugniss der ursprünglichen Nervenröhre (Nr. 8 II S. 103), worin sich ihm Rathke anschliesst (Nr. 47 S. 102).

Reichert sagt vom röhrigen Centralnervensystem: „Das Central-System der animalischen Nerven verliert, indem die Urhälften sich verdicken und inniger vereinigen, mehr und mehr seine Röhrenform; die in dem Innern des Kanals befindlichen Rudera der schwarzen Umhüllungshaut lassen sich bald nicht mehr nachweisen; das Rückenmark erscheint nun als cylindrischer Strang und an dem Gehirn erhält sich die Röhre in den Ventrikeln" (Nr. 22 S. 28—29). Ferner spricht Reichert bisweilen von drei Hirnabtheilungen, welche in Fig. 13. Taf. II seines „Entwickelungslebens" so gezeichnet sind, dass der vordersten „die Anlagen des Nervus opticus", der zweiten die „Anlagen des Nervus acusticus" anliegen. Die Spitze der Wirbelsaite erhalte sich bis unter den Boden des dritten Ventrikels; dort aber verkümmere sie später und bilde sich alsdann zum Hirnanhange aus (S. 30). — Vogt dagegen bestreitet dies ausdrücklich und glaubt bei seinem Thiere (Alytes obstetricans) die Beobachtung Rathke's, dass der Hirnanhang aus einer Fortsetzung der Mundhöhlenschleimhaut entstehe, bestätigen zu können (Nr. 26 S. 82. 85. 97. 98).

Nachdem Remak seine Zweifel dagegen ausgesprochen, dass die äussere braune Zellenschicht des oberen Keimblattes in der Nervenröhre zu einem Epi-

thel sich ausbilde, besonders da er „ebenso wenig bei entwickelten Larven, wie bei erwachsenen Fröschen in dem Rückenmarke einen Kanal darzustellen“ vermag, fügt er hinzu: „Auch nimmt der schwarze Strang, der nach Schliessung des Medullarrohrs die Axe desselben bildet, so sehr an Umfang zu, dass mir seine Betheiligung an der Bildung der grauen Axensubstanz kaum zweifelhaft erscheint“ (Nr. 40 S. 149). Ferner erklärt REMAK, dass von den zwei, dann drei Hirnblasen, deren Anlagen er schon vor dem Schlusse der Nervenröhre zu erkennen glaubt, die mittlere als Anlage der Augenblase mit der ersteren zusammen das Vorderhirn bilde, die hintere dritte sich später in Mittel- und Hinterhirn sondert (S. 147). „Indem die Augenblasen sich von dem Vorderhirn abschnüren, wird der grösste Theil des letzteren verbraucht und dasselbe auf einen sehr kleinen Umfang gebracht. Alsdann erweitert es sich aber wieder nach vorn: dadurch wird die Verbindung des Augenstiels (N. opticus) mit dem Vorderhirn an den hinteren Rand desselben in den Bereich einer seichten, schmalen Einschnürung gerückt, welche, zwischen Vorder- und Mittelhirn eine Brücke bildend, dem Zwischenhirn der höheren Wirbelthiere auch deshalb vergleichbar ist, weil später an ihrer Decke ein Analogon der Zirbel erscheint. Diese scheinbare Wanderung des Stiels der Augenblase hat zur Folge, dass der Stiel schliesslich mit dem Mittelhirne verbunden und die Augenblase wie ein Auswuchs desselben erscheint.“ „Von dem Vorderhirn schnürt sich der Lobus olfactorius ab, an dessen vorderem Rande als Ausgangspunkt des N. olfactorius sich bei der Larve noch eine kleine Anschwellung zeigt“ (S. 148).

W. MÜLLER hat die Entwickelung des Hirnanhangs von Rana temporaria ausführlich beschrieben (Nr. 74 S. 367—374). Danach entstände derselbe aus einer taschenförmigen Ausstülpung des Schlundepithels, welche gerade unterhalb der Chordaspitze entstände und anfangs mit der Mundhöhle durch eine weite Oeffnung kommunicire (S. 369); später werde diese Mündung verengt und durch eine Lage spindelförmiger Zellen, welche von der Chordaspitze bis hinter das Zwischenhirn sich hinziehe, die ganze taschenförmige Anlage des Hirnanhangs von ihrem Mutterboden, dem Schlundepithel, vollständig getrennt (S. 371). Darauf verschwinde ihre flache Höhle und eine unterdess entstandene bindegewebige Kapsel entsende Scheidewände in das Innere, „welche die daselbst befindlichen Epithelzellen in eine Anzahl kugeliger und cylindrischer Häufchen schieden“ (S. 373). Der oberste Abschnitt trenne sich vollständig von der übrigen Hauptmasse.

1. Das Rückenmark.

Ich beschrieb das Centralnervensystem zuletzt als ein retortenförmiges Gebilde, dessen vorderes, nach unten abgebogenes Ende sich abwärts stetig verbreitert (*Taf. II Fig. 37. 38*). Die Grenze von Hirn und Rückenmark lässt sich nicht bestimmt angeben, doch kann man sie ohne wesentlichen Fehler hinter dem vierten Kopfsegmente annehmen. Die Rückenmarksröhre erscheint nach ihrer vollständigen Ablösung von der Oberhautanlage ohngefähr cylindrisch, aber von den Seiten etwas zusammengedrückt. Ihre Seitentheile sind dicker als das obere und das untere Verbindungsstück und verengen den Centralkanal in der Mitte seiner Höhe, so dass seine Lichtung bisquitförmig erscheint (*Taf. VII Fig. 136—139*). Gegen den Kopf hin erweitert sich die obere Hälfte des Rückenmarkes zum Uebergange in die gewölbte Decke des Hinterhirns. Rückwärts aber wird sie schmäler, fast in eine Kante zusammen gedrückt, wobei der von ihr umschlossene obere Theil des Centralkanals durch die Berührung und Verschmelzung der Seitenwände endlich ganz verschwindet, sodass der ganze Kanal auf ein kleineres und tiefer gelegenes Lumen reducirt wird (*Taf. XIII, Taf. XI Fig. 197*). Mit der zunehmenden Länge des Schwanzes wird der in demselben befindliche Abschnitt des Rückenmarkes immer dünner ausgezogen, sodass das ganze Organ zuletzt in eine rundliche oder kegelförmige Spitze ausläuft (*Taf. XII Fig. 213, Taf. XIX Fig. 343*). Bei der Atrophie des Schwanzes während der Larvenmetamorphose wird offenbar auch das Rückenmarksende verkürzt; die spätere Zusammenziehung des ganzen Rückenmarkes innerhalb des Wirbelkanals scheint mir aber bloss eine relative zu sein, indem das Wachsthum desselben hinter demjenigen des ganzen Thieres und der Wirbelsäule zurückbleibt. Damit glaube ich die äussere Formveränderung des Rückenmarkes erschöpft zu haben und wende mich jetzt zu dessen histiologischen Entwickelungsvorgängen, welche ich zum Theil schon in meinem Aufsatze (Nr. 64 S. 96—97) erwähnte. Die Embryonalzellen, aus denen das Centralnervensystem zusammengesetzt ist, stammen von beiden Schichten des oberen Keimblattes; doch erhält sich die frühere vollständige Sonderung derselben im Centralnervensystem nur andeutungsweise, indem die den Centralkanal auskleidenden Zellen allerdings durch eine gestrecktere Gestalt vor den übrigen ausgezeichnet sind, aber beide Formen ohne eine bestimmte Grenze in einander übergeben (*Taf. VIII Fig. 155*). Desshalb lässt sich bei dem ferneren Wachs-

thume des Organs auch nicht mehr bestimmen, ob die Auskleidung des Centralkanals ausschliesslich nur von der Deckschicht des Keimblattes abstamme. Alle Zellen des Centralnervensystems erscheinen gleich anfangs etwas länglich, sodass ihre Längenaxen senkrecht zur Innenfläche gerichtet sind. Während nun die grosse Masse der Zellen zunächst unverändert bleibt, erfährt ein kleiner Theil derselben schon auf der durch die *Fig. 231—245* (*Taf. XIII*) dargestellten Entwickelungsstufe des Embryo eine bemerkenswerthe Umwandlung. Dies betrifft eine dünne Schicht an der Aussenfläche der dicken Seitentheile des Rückenmarkes, welche abwärts bis zur Bauchfläche des Organes reicht, aufwärts aber unterhalb der oberen Seite zusgeschärft ausläuft (*Taf. VIII Fig. 155*). In dieser Schicht lösen sich die Dottertäfelchen, mit denen die übrigen Embryonalzellen noch vollgepfropft sind, auf, indem sie zuerst in Körner zerfallen, welche alsdann in einer wasserklaren Substanz aufgehen. Dieser Auflösungsprocess beginnt offenbar im Innern jeder Zelle und schreitet dann zur Peripherie fort; denn die Zellengrenzen bleiben anfangs noch sichtbar und erscheinen wie Scheidewände, welche die klare Substanz durchziehen. Bald schwinden aber auch diese und nur an der Oberfläche der ganzen umgebildeten Schicht zeigt sich ein zusammenhängendes äusserst zartes Häutchen, welches früher jedenfalls nicht bestand, also ebensowenig wie jene Scheidewände auf wirkliche Zellenmembranen zurückgeführt werden darf (*Taf. XI Fig. 197. 198*). Ferner ist es leicht zu erkennen, dass jene Auflösung nicht die ganzen Zellen betrifft, welche die bezeichnete Aussenfläche des Rückenmarks bilden, sondern nur in ihrer nach aussen gelegenen Hälfte erfolgt, während in der innern Hälfte der Kern und die übrige noch unveränderte Dottersubstanz sichtbar sind. An der Grenze beider Theile finde ich gleich im Anfange eine dünne Schicht scheinbar feinkörniger Masse, welche sich aber allmählich auf Kosten der klaren Substanz ausbreitet, worauf man an Längsschnitten erkennt, dass das punktirte Aussehen des Querdurchschnitts jener Schicht nicht von Körnern herrühre, sondern von den Durchschnitten feiner etwas wellig verlaufender Fasern (*Taf. VIII Fig. 156*). Dieses Aussehen bleibt bis nach der Metamorphose der Larven bestehen, sodass ich keine Veranlassung fand, die weitere Entwickelung jener feingefaserten Schicht für diese Arbeit zu untersuchen. Dass dieselbe aber der sogenannten weissen Masse des vollkommen entwickelten Rückenmarkes entspricht, die Fasern also zu Nervenfasern werden, darf wohl als unzweifelhaft betrachtet werden; insbesondere wenn man die noch zu erwähnenden Veränderungen der innern Zellen oder der Anlage der grauen Masse berücksichtigt.

Bis zu dem Zeitpunkte, wann mit einer wirklichen Ernährung auch die Zufuhr neuen Bildungsstoffes in allen Körpertheilen eintritt, nimmt die weisse Masse nur sehr mässig zu und zwar ausschliesslich dadurch, dass die geschilderte Umbildung sowohl in den einzelnen Zellen weiter um sich greift, als auch über einen grössern Theil der Peripherie bis gegen die Medianebene hin sich erstreckt. Dabei muss ich ausdrücklich hervorheben, dass mir zu keiner Zeit der Nachweis gelungen ist, dass auch die inneren Theile der Rindenzellen mit ihren Kernen nachträglich in die Bildung der Fasermasse des Rückenmarks hineingezogen würden; dagegen sehe ich die letztere sehr bald gegen jene die Kerne einschliessenden Zellentheile sich deutlich absondern, wodurch diese sich zu selbstständigen Zellen ab- und der grauen Masse anschliessen (*Taf. XI Fig. 197. 198*). — An dem das ganze Rückenmark einhüllenden Häutchen habe ich eine besondere Textur nicht erkennen können und da die Gefässe erst ausserhalb desselben entstehen, so kann es nicht für die Pia mater gehalten werden, sondern nur für eine Cuticula, welche die Gefässhaut mit dem Rückenmarke verbindet und später schwindet oder unkenntlich wird. Ihre Bedeutung wird aber durch Folgendes beleuchtet. Wenn man das Rückenmark, nachdem seine weisse Masse angelegt worden, auf Durchschnitten gehärteter Larven untersucht, so findet man jene Cuticula bald der Fasermasse dicht anliegend, bald von derselben abstehend; und da in dem häufigeren letztern Falle die etwa schon vorhandenen Nervenwurzeln vom Rückenmarke abgerissen erscheinen, so halte ich jene Ablösung der Cuticula für eine Folge der stärkeren Zusammenziehung der eigentlichen Rückenmarkssubstanz gegenüber ihrer Hülle (*Taf. IX Fig. 172. 179, Taf. XI Fig. 197. 198*). Diese künstliche Veränderung lässt nun eine Erscheinung wahrnehmen, welche unter normalen Verhältnissen verborgen bleibt. Die abgelöste Cuticula bleibt nämlich mit der Fasermasse des Rückenmarks durch Substanzbrücken in Verbindung, welche anfangs wenig zahlreich, später sich bedeutend vermehren. Auf Querdurchschnitten erscheinen sie wie zarte Fädchen; Frontalschnitte lehren aber, dass es mehr oder weniger ausgedehnte Blätter sein müssen (*Taf. VIII Fig. 156*). Wenn sie auch gleich auf den ersten Blick an die frühern Zellengrenzen erinnern, so scheint mir ihr übriges Verhalten doch die Möglichkeit auszuschliessen, dass es die vorher ganz bestimmt vermissten Zellmembranen seien; denn durch längere Zeit erscheinen sie nur als Brücken zwischen der Cuticula und der weissen Fasermasse und treten aus der letzteren ganz deutlich mit breiterer Basis hervor, alles Merkmale, welche zu ihrer Deutung als Zellmembranen nicht passen, obgleich die früheren

Zellen leicht die Veranlassung zur Bildung dieser ersten Verbindung zwischen dem Rückenmarke und seiner Hülle gegeben haben mögen. Später vermehren sich diese Verbindungen nicht nur, sondern gehen in membranartige Bildungen über, welche zwischen die Fasern der weissen Masse mehr oder weniger tief eindringen, und so ein Fachwerk von zarten Scheidewänden bilden, welches mitsammt der schon beschriebenen Rückenmarkshülle, als deren Fortsetzung es erscheint, in seiner physiologischen Bedeutung neben das übrige Bindegewebe gestellt zu werden verdient, aber nach seiner Entstehung aus offenbar peripherischen Theilen der für das Nervensystem bestimmten Zellen vielmehr zu den Kutikularbildungen gehört, welche ich in einem folgenden Abschnitte an den Elementen des peripherischen Nervensystems beschreiben werde. Als scheidende, umhüllende Zwischensubstanz können aber diese und alle ähnlichen Kutikularbildungen mit allen den auch nicht membranösen Zwischen- und Grundsubstanzen zusammengefasst werden, welche sich von den Zellen absondern, die für die einzelnen besondern Anlagen bestimmt sind, wie ich eine solche Substanz gleich bei der grauen Rückenmarksmasse anführen werde. Und wenn die Spalten, welche in der Medianebene oben und unten die Rückenmarkshälften scheiden, später auch ausser den Gefässen wirkliches, von aussen eingewachsenes Bindegewebe enthalten mögen, so sind es doch anfangs nur Stellen, wo jene bindegewebsartige Zwischensubstanz des Centralnervensystems, insbesondere seiner weissen Masse sich stärker entwickelte und dadurch die dickeren Scheidewände bildete. — Auf die Bildung der Gefässe innerhalb des Rückenmarkes will ich aber erst später bei Gelegenheit der allgemeinen Gefässentwickelung eingehen.

Hinsichtlich der grauen Rückenmarksmasse bemerkte ich bereits, dass die Embryonalzellen, welche sie zusammensetzen, längere Zeit unverändert bleiben (*Taf. VIII Fig. 155*); erst dann ohngefähr, wenn die äusseren Kiemen bereits gefranst erscheinen, beginnt auch in jenen Zellen ein Umbildungsprocess, welcher wesentlich die Zellenleiber, also die Dottersubstanz, betrifft (*Taf. VIII Fig. 156, Taf. XI Fig. 197—198*). Während nämlich die Dottertäfelchen derselben sich vermindern, erscheinen neben ihnen grössere und kleinere, helle, klare Kugeln, welche ich, da sie in sehr verschiedenen Embryonalanlagen im Beginn der histiologischen Entwickelung vorkommen, schlechtweg Umbildungskugeln nennen werde. Zuerst sieht man sie innerhalb noch ziemlich unveränderter Dottersubstanz liegen, dann in einem zarten Protoplasma, welches aber noch mehr oder weniger mit Dottersubstanz gemischt ist. Endlich wird die letztere ganz verdrängt und bald

darauf verschwinden auch die Umbildungskugeln, womit die Verwandlung der Dottersubstanz in reifes Protoplasma beendet ist. Diese Reihenfolge der Erscheinungen erlaubt den Schluss zu ziehen, dass die Umbildungskugeln die Uebergangsform bei jener Verwandlung darstellen, also in jeder Zelle in mehreren Serien vorkommen, indem die zuerst entstandenen bereits in Protoplasma verwandelt sind, ehe die folgenden auf Kosten des noch unveränderten Dotterrestes sich entwickeln. Diese Umbildung beginnt an der Grenze der weissen Masse und setzt sich centripetal gegen den Centralkanal des Rückenmarkes fort. In derselben Ordnung tritt eine Begleiterscheinung jenes Umbildungsprocesses auf, nämlich die Verschmelzung der Zellenleiber mit einander und der daraus folgende Schwund ihrer Grenzen. Die verschmolzenen Zellenleiber bilden nun eine zusammenhängende, noch von Dotterkörnern durchsetzte Grundsubstanz, in welcher ein Theil der Kerne eingebettet, die Mehrzahl derselben aber von einer hellen dotterfreien Protoplasmazone umgeben erscheint, sodass man darin die Umrisse der ursprünglichen Embryonalzellen zu erkennen glaubt. Vergleicht man aber die in den Fig. 155, 156, 197 und 198 dargestellten Entwickelungsstadien, welche der Zeit nach sehr wenig unterschieden, alle der Periode angehören, in welcher die Gefässe des Centralnervensystems noch gar nicht angelegt sind, so wird man jene hellen Zellenkörper, welche nur noch dicht am Kerne einige trübe Stellen enthalten, bloss auf die Centraltheile der früheren Embryonalzellen beziehen und die sie umgebende Zwischensubstanz auf die peripherischen Theile derselben zurückführen. Einen wesentlichen Unterschied zwischen den Zellen, welche den Centralkanal des Rückenmarkes auskleiden und den nach aussen davon gelegenen habe ich nicht erkennen können; nur bilden sich die ersteren, wie schon bemerkt, später um, als die andern, bleiben länglich und entwickeln nur eine spärliche Zwischensubstanz. Dieses letztere mag damit zusammenhängen, dass sie sich stärker vermehren, wobei die Kernmasse auf Kosten der Zellenleiber zunimmt, diese also bedeutend reducirt werden, sodass die nach einiger Zeit nur in Fortsätzen bestehen, welche in wechselnder Gestalt einseitig oder bipolar von den Kernen ausgehen (*Taf. VIII Fig. 157*). Jedenfalls liegen die in Rede stehenden Zellen gedrängter als die übrigen und bilden dadurch eine dunkele Zone um den Centralkanal, ohne jedoch von der übrigen grauen Masse in einer fortlaufenden Linie abgegrenzt zu sein (*Taf. IX Fig. 172*). Alle diese Umstände scheinen mir die Bezeichnung jener den Centralkanal auskleidenden Zellenschicht als wirkliches Epithel, wenigstens soweit ich dieselbe untersucht habe, d. h. bis zum Ende der Larven-

metamorphose, nicht genügend zu begründen. Bis zu demselben Zeitpunkte vermochte ich eine Entwickelung der beschriebenen Zellen der grauen Masse zu Ganglienzellen ebensowenig zu erkennen wie die Ausbildung der Nervenfasern, und verweise daher für diesen Abschluss der Entwickelung der Nervenelemente auf das peripherische Nervensystem. Immerhin kann ich schon hier als allgemeinstes Resultat der Histiogenese des Centralnervensystems aussprechen, dass die fertigen Nervenelemente desselben nicht aus den ganzen Embryonalzellen hervorgehen, sondern die Nervenfasern nur aus Theilen der Zellenleiber, die Ganglienzellen aus solchen und den zugehörigen Kernen, endlich die bindegewebsartige Grund- oder Zwischensubstanz aus beiderlei Substraten.

2. Das Hirn.

Es ist die unmittelbare Fortsetzung der Rückenmarksröhre im Kopftheile des Embryo. Die Erscheinung, welche an der eben geschlossenen Hirnröhre zuerst in die Augen fällt, ist ihre rechtwinkelige Knickung, welche mit der gleichen Erscheinung am ganzen Rückentheile des Kopfes zusammenfällt. Indem von der Knickungsstelle der Hirnbasis eine anfangs seichte Einschnürung senkrecht zur oberen Seite aufsteigt, welche alsbald in Folge der Aufblähung der davor und dahinter gelegenen Hirntheile sich vertieft und verengt, so ist dadurch schon sehr früh und vor dem Erscheinen anderer Sonderungen eine offenbar aus der Knickung hervorgegangene Zweitheilung des Hirns gegeben, welche sich dauernd erhält und desshalb gestattet, die beiden Hirnhälften getrennt zu betrachten (*Taf. II Fig. 38, Taf. XVI Fig. 292*). Bevor ich an die besondere Beschreibung gehe, will ich zur besseren Orientirung einige allgemeine Bezeichnungen für die Theile der Hirnröhre feststellen. Wenn für das Rückenmark die Unterscheidung der dicken Seitenhälften von den dünneren Verbindungsstücken natürlich und ausreichend erscheint, so passt sie für das Hirn nicht in gleichem Masse, da die morphologischen Umbildungen desselben, wie sie sich der sondernden Beobachtung darbieten, nicht durchweg nach jenen Theilen sich scheiden, sondern vielmehr nach einem oberen, mittleren und unteren Abschnitte, so dass der erste die Decke oder das Gewölbe der Hirnröhre, der zweite ihre eigentlichen Seitentheile und der dritte ihren Basaltheil umfasst, während die seitlichen Verdickungen bald mehr, bald weniger in die Wölbung und die Basis hineinreichen. Ferner muss ich ganz besonders für das Hirn darauf aufmerksam machen, dass die embryologische Untersuchung an die herkömmlichen Auffassungen der Anatomie, wenn sie auch noch so allgemein anerkannt

wären, sich nicht binden kann, sobald dieselben den ihrigen widerstreiten. Dies ist aber der Fall bei den Lagebestimmungen des embryonalen Hirns; man muss, um Missverständnisse zu vermeiden, stets die Benennungen wie sie ursprünglich den verschiedenen Seiten des embryonalen Gehirns zukommen, von den späteren anatomischen unterscheiden, da die beiderseits gleichlautenden, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, durchaus nicht die gleiche Bedeutung haben. Dies bezieht sich gerade auf die vordere Hirnhälfte, zu welcher ich mich jetzt wende.

Da die Einschnürung zwischen den beiden Hirnhälften von der Knickung der Hirnbasis senkrecht aufsteigt, so erhellt, dass die hintere Hälfte an der Beugung keinen Antheil hat, sondern diese ganz in den Bereich der vorderen Hirnhälfte fällt. Daraus aber, dass die Knickung der allgemeinen Hirnbasis eine rechtwinkelige ist, ergibt sich, dass die Basis der vordern Hirnhälfte in einer senkrechten Ebene liegt, während die Seitentheile beim Uebergange aus der horizontalen hintern Hälfte in die senkrecht gestellte vordere einen kürzeren, das Hirndach endlich einen grösseren Bogen beschreiben.* Das letztere umfasst also die anatomische Ober- und Vorderseite, der Basaltheil die senkrechte Hinterwand der vorderen Hirnröhre des Embryo, während die anatomische Grundfläche eigentlich den vorderen Abschluss darstellt. Um die besondern Umbildungen der vorderen Hirnhälfte richtig zu würdigen, muss man zurückgreifen bis in die Zeit, wo dasselbe und zwar später als das Rückenmark und hintere Hirn in der Schliessung begriffen ist; dann zeigt es nämlich schon die ersten Spuren späterer Sonderungen. Der allgemeinste Unterschied von der hinteren Hälfte ist die Verbreiterung der Röhre, welche von der Beugung bis zum Vorderende stetig zunimmt und bei einem senkrechten Querdurchschnitte, welcher also der embryonalen Hirnbasis parallel verläuft, einen ohngefähr dreieckigen Umriss und eine gleiche Lichtung des Hirns zur Ansicht bringt (*Taf. V Fig. 88. 89*). Nach kurzer Zeit bemerkt man in der Mitte jedes Seitentheils eine leichte Einsenkung, welche etwas schräg abwärts gegen die Knickungsstelle der allgemeinen Hirnbasis ausläuft und die Grenze bildet zwischen den

---

* Wollte man also den Verlauf der vorderen Hirnröhre an Querdurchschnitten studiren, welche rechtwinkelig auf der Hirnaxe ständen, so müssten dieselben im Bereiche der Beugung, während sie von der senkrechten Lage in die horizontale übergingen, radiär in der Knickungsstelle der Basis zusammenlaufen. Dass aber die Ausführung solcher fortlaufender Schnitte an unseren kleinen Objekten unmöglich ist, brauche ich kaum zu erwähnen; andererseits glaube ich, dass die Kombination der in drei Richtungen ausgeführten Durchschnitte ausreicht, um sich ein plastisches Bild von den wechselnden Zuständen der Hirnröhre auch im Bereiche der Beugung machen zu können.

Anlagen des davor liegenden Vorderhirns und des rückwärts sich daran schliessenden Mittelhirns (*Taf. VII Fig. 127. 128, Taf. XIII Fig. 224. 231, Taf. XIV Fig. 246*). Da nun jene Einsenkung mit der Einschnürung, welche beide Hirnhälften scheidet, ab- und rückwärts konvergirt, so muss man sich das Mittelhirn als ein keilförmiges Verbindungsstück zwischen dem senkrecht gestellten Vorderhirn und der horizontalen hintern Hirnhälfte oder dem Hinterhirn vorstellen; es umfasst also das Mittelhirn die eigentliche Hirnbeuge und besitzt ein nicht nur in der Querrichtung sondern auch in der Medianebene konvexes Dach, entsprechend kürzere Seitentheile und genau genommen noch keine Grundfläche, da die vordere und hintere Grenze in der Knickungsstelle der allgemeinen Hirnbasis zusammenlaufen (*Taf. VIII Fig. 142*). Erst in späterer Zeit weitet sich der scharfe Winkel, welchen die letztere bildet, zu einer Falte aus, deren Grund die schmale Basis des Mittelhirns liefert (*Taf. XV Fig. 283. 284*). Die übrige Bildung desselben in der embryonalen Periode ist sehr einfach: die einzelnen Höhenabschnitte sind noch nicht zu unterscheiden, sondern der Querdurchschnitt entspricht durchaus demjenigen des vordern Rückenmarks mit einer weiteren oberen und einer schmäleren unteren Hälfte (*Taf. V Fig. 127—129, Taf. XIII Fig. 231. 232, Taf. XIV Fig. 257, Taf. XV Fig. 270*). Die Grenzen gegen das Hinter- und Vorderhirn werden am Hirndache allmählich immer bestimmter, aber nicht in gleichem Grade an den Seiten und den Basaltheilen, wo sie schwach ausgeprägt bleiben. — Grössere Veränderungen als am Mittelhirne findet man in derselben Zeit am Vorderhirne. Es ist, wie erwähnt, senkrecht gestellt, erinnert aber insofern an das Mittelhirn, als sein Dach wegen der schrägen Grenze gegen jenes ebenfalls länger ist, als seine embryonale Grundfläche. Es ist gleich anfangs von seiner hinteren Grenze an in allen Theilen breiter als das Mittelhirn und man kann sagen, dass eben diese Verbreiterung die Grenzscheide gegen das letztere schaffe (*Taf. VI Fig. 99 — 101*). Dagegen liegen die Decke und die embryonale Grundfläche des Vorderhirns einander ebenso nahe, sodass es von vorn abgeplattet aussieht. Die Wand ist zuerst eigentlich überall gleich dick; die Lichtung erscheint aber schon sehr früh, nicht nur in seitliche Zipfel ausgezogen, sondern auch gegen die embryonale Grundfläche und das Hirndach ausgebogen (*Taf. VI Fig. 106, Taf. VII Fig. 122. 123, Taf. XIV Fig. 247. 251*). Dadurch wird eben der Grund zu der Ausbildung eines Gewölbes und Basaltheiles und zweier Mittel- oder Seitentheile gelegt, welche alsbald deutlich hervortreten; die nächste Sonderung be-

trifft die letzteren. Von oben, vorne und hinten werden nämlich die abgerundeten Ecken, in welche sie abwärts auslaufen, allmählich abgeschnürt und verwandeln sich dann in die Augenblasen, welche an der Grenze der embryonalen Schlussseite (anatomische Grundfläche) des Vorderhirns durch hohle Stiele, die Sehnerven, mit demselben in Verbindung bleiben. In dem Masse aber als dessen Seitentheile durch die Abschnürung der Augenblasen frei werden, nähern sie sich einander, zieht sich also der Mitteltheil des Vorderhirns zusammen, während der Gewölbe- und der Basaltheil nach entgegengesetzten Richtungen als stumpfe Vorsprünge hervor treten. Die Lichtung der Querdurchschnitte verwandelt sich daher entsprechend aus der quergezogenen in die aufrecht stehende Form, welche ebenso wie das äussere Relief des Vorderhirns eine Dreitheilung andeutet, indem der mittlere Theil mit den in die hohlen Sehnerven ausgezogenen Zipfeln sich von den in das Gewölbe und die Basis hineinreichenden Enden unterscheidet. Die beschriebene Umbildung des Vorderhirns erfolgt nicht gleichmässig in seinem ganzen Verlauf; vielmehr ist die Vorwölbung der Decke und des Bodens im hintern (oberen) Abschnitte viel schwächer, als im vorderen und ich werde gleich zeigen, dass dieser Unterschied weitere, bedeutendere Folgen nach sich zieht. Was nun noch die Hirnwand in dieser ersten Periode betrifft, so werden die Seitentheile sehr bald dicker als die medianen Theile des Gewölbes und des Basaltheiles; auch beim Uebergange in die Schlussseite oder anatomische Basis verdünnen sich die Seitentheile im allgemeinen (*Taf. XIII, XIV*). — Noch ist hier endlich eine Bildung zu erwähnen, welche anfangs als unzweifelhafter Hirntheil erscheint, aber in Folge ihres späteren Verhaltens von den Anatomen mehr als Nebenorgan, denn als integrirender Theil des Hirns, betrachtet wird, — ich meine die Zirbel. Sie entsteht an der Decke des Vorderhirns etwas unterhalb der Grenze des Mittelhirns. Nach dem Schlusse der Hirnröhre blieb nämlich dieselbe an jener Stelle mit der Oberhaut im Zusammenhange, sodass eine kurze Brücke zwischen beiden ausgezogen wurde (*Taf. VI Fig. 105*). Indem diese Brücke ihre breite Basis am Hirndache behält, dagegen an der Berührungsstelle mit der Oberhaut sich verdünnt, erscheint sie als ein an der Oberhaut hängengebliebener Zipfel des Hirns; alsbald dringt auch eine Fortsetzung der Hirnhöhle in denselben ein und löst er sich von der Oberhaut vollkommen ab, sodass er dann als hohler Auswuchs des Hirns sich darstellt (*Taf. XIV Fig. 246, Taf. XVI Fig. 292*). Doch schnürt sich derselbe nach kurzer Zeit zu einem vollkommen geschlossenen Bläschen ab, welches nur durch einen kurzen Stiel, dessen Kanal allmählich schwindet, mit dem Hirne zusammen-

hängt (*Taf. XVI Fig. 293. 298*, *Taf. XV Fig. 283*). Dies ist nun die Anlage der Zirbel, welche sich weiterhin morphologisch nicht merklich verändert; nur scheint später auch die Höhle des Bläschens zu schwinden und verlängert und verdünnt sich der Stiel ansehnlich, während seine Wurzel, mit der er in der Decke des Vorderhirns festsitzt, verdickt bleibt (*Taf. VIII Fig. 146. 149*, *Taf. XV Fig. 284. 285*). Die Embryonalzellen dieser Anlage verändern sich ähnlich wie im Hirne, sodass die daraus hervorgehenden Nervenzellen und -fasern mit geringer Zwischensubstanz die ganze Masse des Organs auch im erwachsenen Thiere darstellen. Noch in der Larvenperiode lagert sich in der Wand desselben in wechselnder Menge eine schneeweisse, beinahe silberglänzende Masse ab, welche offenbar den anorganischen Konkrementen vergleichbar ist, die man in der Zirbel höherer Wirbelthiere findet. Das Bemerkenswertheste an der Zirbel unseres Thieres und wohl überhaupt der Batrachier ist ihre spätere Lage. Indem das dickwandige Bläschen der Oberhaut dicht angeschmiegt bleibt und mit ihr sich vorwärts verschiebt, wird der lang ausgezogene und zarte Stiel von den Hirnhüllen und dem Schädeldach umwachsen, sodass das eigentliche Organ aus der Schädelhöhle ausgeschlossen wird. Beim Abziehen der Kopfhaut bleibt es meist unter Zerreissung des Stieles an dieser hängen (*Taf. XV Fig. 283—285, Taf. XVIII Fig. 325. 326*).

In der ersten Larvenperiode wird die vordere Hirnhälfte bereits so weit entwickelt, dass die vollendeten Formen unzweifelhaft erkannt werden können, und doch wird eigentlich nur das bereits Angedeutete weiter ausgeführt. Ich erwähnte, dass das Mittelhirn wesentlich eine Erweiterung der oberen Hälfte zeigt und dem entsprechend wird auch weiterhin vorherrschend das Gewölbe ausgebildet, während die tieferen Abschnitte mehr indifferent bleiben; am Vorderhirn dagegen wird der schon angelegte Gegensatz von Gewölbe-, Mittel- und Basaltheil und von vorderen und hinteren (oberen und unteren) Abschnitten weiter ausgeführt. Betrachten wir zunächst das Mittelhirn (*Taf. VIII Fig. 142 bis 151*). Es behält, von der Seite gesehen, die keilförmige Gestalt, in der es zwischen Hinter- und Vorderhirn gleichsam eingeschoben erscheint. Seine Zellenmasse war ursprünglich so vertheilt, dass sie von der dünnen und schmalen Basis aus sich vornehmlich in den dreieckigen Seitentheilen anhäufte, um dann gegen die Decke wieder allmählich abzunehmen. In der untern Hälfte und an der Grenze des Vorderhirns bleibt dieser mehr indifferente Zustand, also auch eine spaltförmige Lichtung bestehen, welche die direkte Verbindung zwischen den Höhlungen des Hinter- und Vorderhirns vermittelt (*Taf. XV Fig. 269—272*).

Darüber aber entwickelt sich von vorn nach hinten ansteigend und sich verbreiternd ein Gewölbetheil, in welchem die dicken Seitenmassen in einer gewissen Höhe stärker und bestimmter auseinanderweichen und daher den zwischen ihnen befindlichen mittleren Theil der Decke zu einer dünnen durchsichtigen Haut ausziehen. Von oben gesehen erscheint dieses Gewölbe des Mittelhirns zunächst oval mit schmälerem vorderen und breiterem Hinterende. Indem aber die darunterliegende Höhle den dünnen Mitteltheil in dunkler Zeichnung hervortreten lässt, erkennt man an letzterer die Gestalt einer nach vorn gerichteten Lanzenspitze. Die weitere Entwickelung rechtfertigt die Auffassung, dass, während die untere Hälfte des Mittelhirns sich nur wenig verlängert, das sich in der Länge stärker ausdehnende Gewölbe zur Seite ausweicht, gewissermassen eine Knickung erfährt. Dadurch werden die dicken Randtheile jederseits in zwei nach aussen konvergirende Schenkel gesondert. Die vorderen Schenkel sind aber gleich anfangs länger und stärker, als die hinteren, wachsen also auch schneller und energischer als diese und drängen sie zurück. Dieser Bewegung widersteht aber das Gewölbe des Hinterhirns, welches sich hinter der beide Hirnhälften trennenden Einschnürung erhebt. Die hinteren Schenkel des Mittelhirngewölbes werden also von den andrängenden vorderen quer umgelegt, und bilden erst eine quere Wand, welche aber bei ihrer andauernden Ausdehnung und Verdünnung in der Medianebene sich nach innen faltet und dadurch die Halbirung des Mittelhirngewölbes einleitet. Dass dabei die laterale Knickung seiner Randtheile zugenommen hat, die Zeichnung der durchscheinenden Decke herzförmig geworden ist, ist aus den Abbildungen leicht zu ersehen. Solange das ganze Gewölbe noch flach war, kommunicirte seine Höhle unter jener Grenzeinschnürung beider Hirnhälften unmittelbar mit dem Hinterhirnraume; sobald aber alle Theile durch Wachsthum an Höhe ansehnlich gewonnen haben, während nur der Boden der Einschnürung zurückblieb, ist auch jene Gewölbehöhlung des Mittelhirns so weit über jenen Boden gehoben, dass sie nur vermittelst der unteren spaltartigen Hälfte des Mittelhirnraums mit den übrigen Hirnhöhlen in Verbindung bleibt. — Die späteren Umbildungen des Mittelhirns sind nicht mehr erheblich. Indem das Wachsthum auch fernerhin vorherrschend an den vorderen Schenkeln der dicken Randtheile sich äussert, der dünne Mitteltheil des Gewölbes aber zurückbleibt, entwickeln sich aus den ersteren zwei halbkugelige, hohle aber dickwandige Lappen, welche durch die einsinkende Mitte spaltartig getrennt, die Grenzen des Mittelhirns nach allen Seiten überragen und alsdann dessen ganzes Gewölbe darstellen,

da die anderen ursprünglichen Theile desselben, nämlich die hinteren Seitenschenkel und die dünne Mitte, theils unkenntlich geworden sind, theils in den Bestand jener halbkugeligen Vorwölbungen hineingezogen wurden. Dass die letzteren endlich etwas länglich werden und gerade umgekehrt wie in ihrer ersten Anlage nach vorn divergiren, ist eine Folge epigonaler Umbildungen, welche uns hier weniger interessiren.

Dass die Entwickelung des Vorderhirns reicher sein werde als diejenige des Mittelhirns, darf schon aus dem bereits besprochenen Zustande geschlossen werden. Im allgemeinen lässt sich, wie bemerkt, das Vorderhirn desshalb mit dem Mittelhirne vergleichen, weil seine Basis ebenfalls kürzer ist, als die Decke; wie denn überhaupt die Zerlegung eines gebogenen Cylinders in keilförmige Abschnitte ganz natürlich erscheint. Die wichtigsten Abweichungen aber, welche im ferneren Verlaufe der Entwickelung das Vorderhirn vom Mittelhirne unterscheiden, sind 1. die vor- und aufwärts gerichtete Entwickelung des Gewölbetheils, 2. die Ausbildung des Basaltheils, 3. endlich die Anwesenheit der Schlussseite, welche an der Entwickelung der beiden genannten Regionen sich betheiligend den Hauptabschnitt der späteren anatomischen Hirnbasis herstellt. Ich knüpfe die Betrachtung dieser Vorgänge an die Beschreibung zweier Gehirne, von denen das eine der ersten, das andere der zweiten Larvenperiode angehört (*Taf. VIII Fig. 142—151*). In jenem ist jeder der beiden Seitentheile des Vorderhirns eine dicke Platte, welche in unmittelbarem Anschlusse an den dreieckigen Seitentheil des Mittelhirns mit ihrer ursprünglichen Längsaxe senkrecht gestellt ist, wobei ihre hintere und vordere (obere und untere) Grenze gegen den schmäleren Basaltheil konvergiren. Unmittelbar unter dem Mittelhirne, wo das Vorderhirn noch keinen besondern Basaltheil besitzt, gehen die beiden Seitenplatten desselben unmerklich in das Gewölbe über, so dass auch der zwischen ihnen eingeschlossene enge Kanal, eine unmittelbare Fortsetzung des tieferen, spaltartigen Raumes im Mittelhirne, ohne bestimmte Grenzen sich zur Höhle des Gewölbetheils erweitert (*Taf. XIV Fig. 246*); weiter abwärts jedoch sondern sich der Gewölbe- und Basaltheil äusserlich durch schwache Eindrücke, deutlicher im Innern durch entsprechende Hervorragungen von dem Mitteltheile ab (*Taf. XVI Fig. 293. 298, Taf. XV Fig. 283. 284, Taf. XVII Fig. 304. 305. 311—316*). Der von dem letzteren eingeschlossene Raum war schon frühzeitig durch die seitlichen Fortsetzungen in die hohlen Sehnerven an der Schlussseite ausgezeichnet; und während er in dem grössten Theile seines Verlaufes sich zu einem engen Kanale zusammenzieht, der von oben herab-

steigend in die Höhlen des Gewölbe- und Basaltheils gleichfalls durch enge Gänge hinüberführt, bleibt nur an jenem seinen Ende zwischen den Ursprüngen der Sehnerven eine Erweiterung zurück. In dem Boden der letzteren, wo auch die ursprüngliche Hirnaxe endet, stossen die Seitenplatten des Vorderhirns zusammen und bilden einen anfangs nur schmalen queren Streifen zwischen dem Gewölbe und dem Basaltheile, an dessen beiden Enden eben die Sehnerven entspringen. Schon früh beginnt dieses Mittelstück der späteren anatomischen Hirnbasis durch eine vordere und eine hintere Querfurche sich gegen die anstossenden Hirntheile bestimmt abzugrenzen, wodurch es nach aussen als querer Wulst hervortritt. Die den Furchen im Innern entsprechenden queren Falten verleihen jenem zwischenliegenden Stücke der Hirnwand eine rinnenförmige Gestalt; und da die Sehnerven unmittelbare und nur kanalförmig geschlossene, seitliche Fortsetzungen jener Rinne sind, so muss die letztere als die ursprüngliche Verbindung derselben betrachtet werden. Ich nenne sie die Sehnervenplatte. Ihr mittlerer Theil oder der Boden der Rinne ist verdünnt und zeigt daher bei äusserer Besichtigung einen dunkeln queren Streifen, welcher in der Mitte breiter ist und seitlich an der untern Fläche der Sehnervenwurzeln spitz ausläuft. Vom dünnen Boden der Sehnervenplatte aus verdickt sich die Hirnwand in den queren Grenzfalten ganz ausserordentlich, sodass diese endlich in ihrer Erhebung weit über das Mass der ihnen entsprechenden äusseren, seichten Furchen hinausgehen. Dadurch wird jener zwischen ihnen befindliche rinnenförmige Hirnraum von dem unmittelbaren Verkehre mit den Höhlen des Gewölbe- und Basaltheils längs der anatomischen Hirnbasis immer mehr abgeschlossen, bis er schliesslich nur noch aufwärts in der Fortsetzung der ursprünglichen Hirnaxe mit dem engen Kanale des Vorderhirns kommunicirt, als dessen eigentliches Ende er zu betrachten ist. Da nun die Bedeutung dieses spaltartigen Kanals darin beruht, dass er in unmittelbarer Fortsetzung der gleichartigen unteren Hälfte der Hinterhirnhöhle der Hirnaxe folgt und dabei in die einzelnen Hirnhöhlen ausmündet, welche im Verlaufe der Entwickelung die früher zwischen ihnen bestandene unmittelbare Verbindung verloren haben, so verdient er den Namen des axialen oder Verbindungskanals. Vom Hinterhirne geht er unter dem Gewölbe des Mittelhirns in gerader Linie bis an die Grenze zwischen dem letzteren und dem Vorderhirne, wo ein besonderes Gewölbe fehlt; dann biegt er rechtwinkelig nach unten ab, um den Mitteltheil des Vorderhirns zu durchziehen und nachdem er vor- und abwärts in dessen Gewölbetheil, rückwärts und abwärts in dessen Basaltheil sich geöffnet, endigt er blind in dem erweiterten Raume über der

Sehnervenplatte, also an dem eigentlichen vorderen Schlussstücke der ganzen primitiven Hirnröhre. Es darf also dieser Verbindungskanal gewissermassen als der unveränderte Haupttheil des primitiven Hirnraumes betrachtet werden, der allein mit dem Centralkanal des Rückenmarkes zu vergleichen wäre, so wie die ihn einschliessenden Seitenplatten nicht nur nach ihrem Verhalten in der morphologischen Entwickelung, sondern, wie ich weiter unten zeigen werde, auch nach ihren histiologischen Verhältnissen als die eigentlichen Fortsetzungen der Seitentheile des Hinterhirns und Rückenmarkes angesehen werden müssen. — An diese primitivisten Hirntheile schliessen sich nun im Vorderhirne noch ein besonderer Gewölbe- und ein Basaltheil an. Ich bemerkte schon gelegentlich, warum der unmittelbar ans Mittelhirn anstossende Abschnitt des Vorderhirns keinen besonderen Basaltheil besitzt: da seine hintere Grenzfläche schräg abwärts verläuft, so ist seine Basis gemeinsam mit derjenigen des Mittelhirns in der schmalen, etwas nach innen vorgetriebenen Falte enthalten, welche sich aus dem früheren Knickungswinkel der allgemeinen Hirnbasis entwickelte. Weiter abwärts grenzt sich aber durch eine senkrechte, bis hinter die Sehnervenplatte verlaufende Furche ein sehr deutlicher, allmählich sich immer stärker rückwärts vorwölbender Basaltheil des Vorderhirns von dessen Mittelstücke ab. Er ist mehr breit als lang, und seine rückwärts sehende und vom Vorderende der Wirbelsaite eingedrückte Wand ist durchsichtig dünn, während die übrigen Seiten sehr viel dicker sind. Dieser Hirntheil bleibt im Wachsthume, namentlich seiner Höhe, hinter den andern zurück; so kommt es, dass er schon in den jungen, noch lange nicht ausgewachsenen Thieren die Form eines breiten aber platten Beutels hat, welcher dem Hirne hinter der Sehnervenkreuzung so angefügt ist, dass seine Höhle in den Verbindungskanal mündet. In der Mitte seines hinteren Randes besitzt er alsdann einen Ausschnitt.

Je weniger Interesse die Entwickelungsgeschichte des Basaltheils vom Vorderhirne bietet, um so mehr hat stets ein Organ die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen, welches mit jenem ziemlich fest verbunden, als ein accessorischer Hirntheil betrachtet und beschrieben wird — der H i r n a n h a n g. Derselbe ist ein Erzeugniss des oberen Keimblattes und seine Anlage erscheint schon ziemlich früh. An dem vorderen Umfange der Hirnplatte hat die Sinnesplatte mitten zwischen den Anlagen der Geruchsorgane einen unpaaren Abschnitt, welcher weder verstreicht noch sich seitlich in jene nächsten paarigen Sinnesanlagen vertheilt, sondern deutlich wahrnehmbar bestehen bleibt (*Taf. II Fig. 34—38*). In dem Masse als das Hirn sich weiter entwickelt, zieht sich

die Grundschicht des bezeichneten Stückes der Sinnesplatte zu einem trichterförmigen Fortsatze zusammen, welcher in der Medianebene unter das Hirn vorragt. Später wächst er mit einer scheinbar soliden Fortsetzung unter der anatomischen Hirnbasis rückwärts, wobei sein freies Ende sich abplattet, der übrige Theil zu einem runden Stiel wird (*Taf. XVI Fig. 292. 293. 298, Taf. XIII Fig. 224. 229. 230, Taf. XIV Fig. 248. 257, Taf. XVII Fig. 305*). Sobald das erstere die Basis des Vorderhirns erreicht hat, verkümmert und schwindet der Stiel, sodass das übrig bleibende abgeplattete Gebilde, welches in dem hinteren Ausschnitte des Basaltheils liegt, nunmehr allein den Hirnanhang bildet (*Taf. XV Fig. 270. 283. 284*). Er hat alsdann seinen grössten Durchmesser noch in der Medianebene und ist in die bindegewebige Hirnhülle so eingebettet, dass er an seiner unteren Fläche von ihr einen glatten Ueberzug erhält. Sein hinteres, breiteres Ende drängt sich aber später aus der Oberfläche der Hirnhaut hervor, wobei es seinen Ueberzug mit sich hervorzieht und sich etwas von der übrigen Masse des Organs abschnürt; so entsteht die allseitig freie und in einen glatten Ueberzug eingeschlossene hintere Hälfte des Hirnanhangs, während die vordere erst später in ähnlicher Weise hervortritt und dadurch von der ersteren getrennt erscheint (*Taf. VIII*). Schon bevor der Hirnanhang seinen Zusammenhang mit der Oberhaut ganz verliert, bemerkte ich schlauch- oder blasenförmige Auswüchse seiner Masse, welche wie Ausstülpungen eines Hohlgebildes aussahen (*Taf. XV Fig. 282*). Später fand ich, dass gerade seine vordere, ursprünglich schmälere Hälfte zahlreiche kolbige Fortsätze zur Seite ausschickte, womit wahrscheinlich ihre spätere Verwandlung in einen queren Wulst zusammenhängt.

Es bleibt mir jetzt übrig den in der Folge umfangreichsten und wichtigsten Theil des Vorderhirns zu besprechen, nämlich dessen Gewölbetheil (*Taf. VIII*). In dem auf das Mittelhirn folgenden Abschnitte erreicht er nur eine mässige Entwickelung; viel grösser dagegen ist schon gleich anfangs die Wölbung, die aus dem vordersten Abschnitte des Vorderhirns hervortritt, und zugleich auf die Schlussseite des embryonalen Gehirns oder die anatomische Hirnbasis sich erstreckt. Der Gewölbetheil des Vorderhirns bietet also dieselben Verhältnisse dar, wie derjenige des Mittelhirns, und wir sehen daher auch an seiner vorderen oberen Seite dieselben Erscheinungen sich entwickeln, wie am Mittelhirngewölbe. Die dicken Seitentheile biegen sich gleichfalls nach aussen aus und ziehen dabei den Mitteltheil dünn und viereckig aus, welche Gestalt jedoch wegen der geringeren Ungleichheit der Schenkel rautenförmig erscheint. An der hinteren

Ecke dieses dünnen Vorderhirndaches entspringt aus ihm die Zirbel und ist daher später die zapfenförmige Wurzel ihres Stieles anzutreffen. Wenn aber am Mittelhirne die durch die seitliche Knickung angedeutete Scheidung einer vorderen und einer hinteren Gewölbehälfte durch die spätere Entwickelung verwischt wird, so erhält sie sich am Vorderhirne beständig und verlangt daher eine entsprechend sondernde Beschreibung eines vorderen und eines hinteren Gewölbes. Bisher nannte ich nur die Aehnlichkeiten zwischen den Gewölben des Vorder- und Mittelhirns. Betrachtet man das erstere von der Seite und von unten, so fällt gleich der wesentlichste Unterschied in die Augen, welcher auch gerade zu irrthümlichen Auffassungen dieser Hirntheile geführt hat. Das vordere Gewölbe hat natürlich, wie es sich aus meiner bisherigen Darstellung ergibt, von Anfang an einen Antheil an der Schlussseite des Hirns, hört also nicht an dessen vorderer Ecke und unmittelbar vor der rautenförmigen, mittleren Vorderhirndecke auf, sondern setzt sich bogenförmig abwärts und rückwärts bis zur Schlussseite des Mitteltheils vom ganzen Vorderhirn, also bis zur Sehnervenplatte fort. Es hat eben gerade so wie die Enden eines gewöhnlichen Hausdaches eine Seite mehr als die übrigen Abschnitte der Hirnwölbung. Da nun aber das Wachsthum im vorderen oberen Theile unseres Vordergewölbes überwiegt, so erklärt sich daraus, dass dasselbe in seiner der anatomischen Hirnbasis angehörigen Hälfte schmäler ist als in der anderen, an das Hintergewölbe anstossenden, und dass diese mit einer seitlichen Ausladung über jene vorragt. In Uebereinstimmung damit ist der dünne mediane Theil des Vordergewölbes im bogenförmigen Uebergange an die anatomische Hirnbasis nicht breit ausgezogen, sondern auf einen schmalen Streifen beschränkt, welcher die dickwandigen und nahezu halbkugeligen Seitenhälften verbindet; diese Verbindungshaut reicht aber nicht bis zur Sehnervenplatte, sondern lässt zwischen ihrem Ende und dieser Platte die dicken Seitentheile sich bogenförmig vereinigen. — Die Trennung beider Gewölbehälften des Vorderhirns bezieht sich jedoch mehr auf ihre äussere Erscheinung als auf eine durchgehende Sonderung; da sie sich gegen einander erweitern, so gehören sowohl die rautenförmig ausgedehnte Verbindungshaut als die darunterliegende Höhle beiden gemeinsam an und wahren die Einheit des Vorderhirngewölbes. Diese ungetheilte Höhle oder die spätere dritte Hirnkammer ist längs der anatomischen Hirnbasis durch die beschriebene vordere Grenzfalte vom erweiterten Endstücke des Verbindungskanales geschieden, und mündet erst auf- und rückwärts unter dem Hintergewölbe in dessen spaltförmigen Theil (*Taf. XVII Fig. 314—316*).

Die voranstehende Beschreibung bezieht sich auf das Vorderhirn aus der ersten Larvenperiode; später divergirt die Entwickelung seiner Theile noch mehr und erschwert die klare Einsicht in ihren ursprünglichen Zusammenhang. Dazu kommt, dass gewisse Veränderungen in der Gesammtlage des Hirns eine falsche Deutung seiner ursprünglichen Theile unterstützten. Betrachtet man das Vorderhirn von der Seite, so zeigt es zur Zeit, wo seine Gewölbetheile eben deutlich hervortreten, einen nahezu dreieckigen Umriss, dessen Spitze in der Zirbel liegt und dessen untere abgerundete Winkel vom Basaltheile und dem vordern Gewölbe gebildet werden; die Vorderseite (das Hirndach) fällt steil ab und die Grundlinie (anatomische Hirnbasis) senkt sich nach vorn. In der Folge wächst nun der vordere Winkel nicht etwa schräg abwärts, wie seine frühere Gestalt vermuthen lassen könnte, sondern ziemlich horizontal vorwärts und zwar viel stärker als das hintere Gewölbe; dadurch wird die steile Vorderseite des Dreiecks zu einer sanft ansteigenden, die Grundlinie zu einer horizontalen. Während dessen verändert sich die ursprüngliche Axe des Vorderhirns weder in ihrer Länge noch in ihrer Lage. Denn ihre Richtung — von der Vordergrenze des Mittelhirns bis zwischen die Ursprünge der Sehorgane — bleibt bis auf unwesentliche Abweichungen, wie man sich leicht überzeugen kann, eine senkrechte*; die Verkürzung ihrer Länge, also des Mittel- und Basaltheils ist aber ebenso offenbar nur eine relative. Wenn man jene einseitigen, ungleichmässigen Wachsthumserscheinungen auf eine Umlagerung des Vorderhirns nach oben bezog, so lag dies einmal daran, dass der relativ verkürzte Basaltheil der Beobachtung endlich ganz entging und man ihn in die anatomische Hirnbasis hineingezogen sein liess, und andererseits daran, dass man glaubte, die Umbildung der Unterlage des ganzen Gehirntheils, deren viscerale Fläche man von der Mundhöhle aus leicht zur Anschauung bringt, auch auf die Umbildung des Vorderhirns beziehen zu dürfen. Der wesentlichste Bestandtheil jener Unterlage ist in den Embryonen und jüngeren Larven das Darmblatt. Anfangs liegt es dem Basaltheil und der Schlussseite des Vorderhirns eng an, sodass es von der Spitze der Wirbelsaite an eine nach vorn offene Bucht zur Aufnahme des Vorderhirns bildet (*Taf. II Fig. 38*). Die Tiefe dieser Bucht entspricht aber nicht der Länge des Basaltheils, indem das Darmblatt um die Dicke der Chordaspitze von der eigentlichen Knickungsstelle des Hirns entfernt ist. Und wenn das Hirn sich

* Allerdings ist eine gewisse Vergrösserung des Beugungswinkels nicht zu verkennen; da er aber vorher weniger als 90° betrug, so wird die wesentliche Thatsache, der Bestand einer rechtwinkeligen Abbiegung, dadurch nicht beeinträchtigt.

später von der Wirbelsaite ab- und über dieselbe erhebt, so wird die dadurch verflachte Bucht des Darmblattes noch weniger einen annähernd richtigen Abdruck der darüber liegenden Hirntheile vorstellen können (*Taf. XV, XVI*). So ist also auch die schliessliche, ebene und horizontale Ausspannung des Darmblattes vom Rumpfe (Speiseröhre) an bis gegen die Mundöffnung durchaus kein Merkmal für eine ähnliche Ausgleichung der vorher gebogenen visceralen Fläche des ganzen Hirns. Nicht viel weniger kann die Schädelbasis, die zwischen dem Darmblatte und dem Vorderhirn entsteht, über die Formverhältnisse des letzteren täuschen. Wesentlich horizontal ausgebreitet, bestimmt sie dadurch auch die Richtung der wachsenden anatomischen Hirnbasis. Hinten krümmt sie sich aber um den Besaltheil des Vorderhirns aufwärts, um sich der höher gelegenen Schädelbasis des Hinterhirns anzuschliessen. Auch diese Bucht der vorderen Schädelbasis erreicht mit ihrem oberen Rande oder der Chordaspitze die bereits über sie erhobene Knickungsstelle des Hirns nicht (*Taf. XV, Fig. 284, Taf. XVI Fig. 303*). Weil aber die Schädelbasis im Bereiche der Wirbelsaite viel dicker angelegt ist, als unter dem Vorderhirne, so bleibt eine gewisse Niveaudifferenz zwischen den beiden Hälften an ihrer cerebralen Fläche noch lange Zeit bestehen, nachdem sie an der Visceralfläche verschwand. Diese Ausgleichung an der visceralen Fläche fällt mit der Verknorpelung der Schädelbasis zusammen und wenn die ganz eben gewordene Mund- und Schlundhöhlendecke schon vorher das ganze Vorderhirn und im Zusammenhange damit das Hinterhirn ohne weitere Lageveränderung in die Höhe hob, so geschieht es ebenso auch nach der Verknorpelung der Schädelbasis, wobei nur der Basaltheil des Vorderhirns etwas zusammengedrückt erscheint, die ursprüngliche Knickung des ganzen Hirns aber in der zwischen jenem Basaltheil und dem Hinterhirne befindlichen engen und spaltförmigen Bucht deutlich erkennbar bleibt.

Nachdem die Bedeutung der allgemeinen Wachsthumserscheinungen der vorderen Hirnhälfte festgestellt ist, können die Einzelheiten ihrer weiteren Entwickelung die einmal gewonnene Auffassung nicht stören. — Zunächst sind noch die Veränderungen der Sehnervenplatte zu erwähnen (*Taf. VIII*). Dieselbe wurde zuletzt als eine schmale und quergestellte, nach aussen konvexe Platte beschrieben, welche sich seitlich in die Sehnerven verlängert. Weiterhin wächst ihre nach vorn schauende Hälfte mit einer medianen Spitze aus, während die hintere gerade Grenze bestehen bleibt. So entsteht eine dreieckige Erhabenheit an der anatomischen Hirnbasis, welche wegen der dünnen und daher dunkel erscheinenden Mitte wie von weissen Strängen eingefasst aussieht und deren

hintere Ecken in die Sehnerven auslaufen. Durch Verbreiterung der vorderen Spitze verwandelt sich das Dreieck später in eine rundliche Platte, während die dunkele, früher gleichfalls dreieckige Mitte sich zu einem schmalen medianen Streifen zusammenzieht, der aber an ganz erwachsenen Thieren nicht mehr sichtbar ist. Die Sehnerven haben sich indessen aus der Hirnwand weiter herausgezogen und stossen am hintern Rande mit jener Platte zusammen.

Das vor der Sehnervenplatte gelegene vordere Gewölbe des Vorderhirns erschien während der ersten Larvenperiode trotz der Sonderung seiner Seitenhälften im ganzen als eine einheitliche kugelige Vorragung. Bald gibt sich aber eine leichte Einsenkung der dünnen, medianen Verbindungshaut zu erkennen, das erste Zeichen der weiteren Entwickelung, welche wesentlich ebenso wie am Mittelhirngewölbe in einem Auswachsen bloss der Seitentheile gegenüber der zurückbleibenden Verbindungshaut besteht, wobei jedoch die Ausdehnung nur in geringerem Grade rückwärts, vorherrschend nach vorn gerichtet ist. So stülpt sich das Vordergewölbe zu beiden Seiten der ruhenden Verbindungshaut in zwei mächtige, durch eine mediane Spalte getrennte, hohle Lappen aus, welche gerade vorwärts und gegen das Ende verjüngt sich hinziehen, dagegen rückwärts in zwei viel kleinere, divergirende und das hintere Gewölbe überragende Ecken auslaufen. Durch diese Bildung der Grosshirnlappen ist aber der Bestand des früheren vorderen Gewölbes nicht völlig aufgelöst, dasselbe nicht ganz in jene seine getrennten Seitenhälften aufgegangen. Die mediane Verbindungshaut, welche von dem hinteren Gewölbe bogenförmig nach vorn und unten bis gegen die Sehnervenplatte verläuft und dort in den queren Wulst übergeht, welcher die dicken Seitentheile verbindet, bezeichnet für immer die Grenzen des ursprünglichen Gewölbes, die gemeinsame Wurzel der beiden Grosshirnlappen. Dieser kenntliche Rest des früheren Vordergewölbes verhält sich also zu den aus ihm hervorgewachsenen Hemisphären ebenso, wie nach einer früheren Darstellung der mittlere oder Stammtheil der ganzen vorderen Hirnhälfte zu den Gewölben. Die Höhle jenes primitiven Gewölbetheils bildet, wie erwähnt, mit derjenigen des hinteren Gewölbes einen einzigen Raum, die dritte Hirnkammer, in welcher die Höhlen der Grosshirnlappen oder die beiden ersten Hirnkammern zusammenfliessen; will man daher abgesehen von der ursprünglichen morphologischen Gliederung den ganzen, jene unpaare Hirnkammer einschliessenden Hirntheil, also die beiden ursprünglichen Gewölbe als das

Ziwschenhirn oder einen Theil desselben* bezeichnen, so ist dasselbe früher da als die Grosshirnlappen, sind diese nur als Ausstülpungen des Zwischenhirnes zu betrachten.

Die dünne Verbindungshaut des vorderen Gewölbes bleibt, wenn sie auch ihre frühere Lage behält, doch nicht unverändert. Ueber dem vorderen Theile der dritten Hirnkammer senkt sie sich faltenförmig in die Tiefe; diese Falte schnürt sich beutelförmig ab und theilt sich meist traubenförmig in drei seitlich abgeplattete aber mit ihren Stielen zusammenhängende Fortsätze, welche in der Medianebene hinter und übereinanderliegen (*Taf. XV Fig. 283—285, Taf. VIII Fig. 152*). Das gefässhaltige Bindegewebe, welches alsdann das ganze Gehirn umschliesst, dringt auch bis zu jener eigenthümlichen Tasche vor, entsendet Fortsätze und Gefässe in dieselbe, und nachdem sie auf diese Weise in eine feste Verbindung mit der bindegewebigen Hirnhülle getreten ist, löst sie sich vom übrigen Hirndache ab und bildet den epithelartigen Ueberzug des Adergeflechtes, welches durch die in Folge jener Ablösung entstandene wirkliche Lücke des Hirndachs in die dritte Hirnkammer hineinragt. Es erscheint später wie aus Schläuchen zusammengesetzt; ich glaube aber, dass dieses Bild nicht auf wirkliche Schläuche zu beziehen ist, sondern auf rinnenförmige Umkleidungen der einzelnen Gefässschlingen von Seiten jener epithelartigen Hirnmasse. Soweit die Verbindungshaut den vorderen Umfang der Hirnlücke bildet, stellt sie eine vordere Kommissur dar. — Auf dem hinteren Zipfel der dünnen Decke der dritten Hirnkammer sitzt die Wurzel des Zirbelstiels; vor ihr entwickeln sich zwei kolbige Fortsätze von den dicken Seitentheilen des hinteren Gewölbes, welche gegen die Medianebene einander entgegenwachsen und zwischen dem Adergeflechtknoten und der Zirbelwurzel das noch übrige dünne Hirndach verdrängen und ersetzen, da, wie ich annehme, dasselbe zur weitern Entwickelung des Adergeflechtknotens verbraucht wird (*Taf. VIII*). So entsteht zwischen jenen beiden Nebenorganen des Hirns eine schmale Brücke dicker Hirnsubstanz, welche die Hirnlücke hinten umschliesst. Wenn man jene beiden Nebenorgane des Hirns entfernt, indem man den blutrothen Adergeflechtknoten ohne jede Verletzung aus der Tiefe hervorzieht, während der Zirbelstiel aus dem Hirndache herausgerissen werden muss, kommt jene hintere Kommissur zur deutlichen Anschauung. Anfangs überragt noch das hintere Gewölbe seitlich den

* Es scheint, dass man gewöhnlich auch den Stammtheil des Vorderhirns in den Begriff des Zwischenhirns einschliesst.

darunterliegenden Stammtheil des Vorderhirns, später verwischt sich diese Sonderung und alles, was zwischen den Grosshirnlappen und dem Mittelhirne liegt, erscheint als ein zusammenhängender Hirntheil, an welchem der Trichter einen unbedeutenden Anhang darstellt. Das Entwickelungsergebniss des Vorderhirns unterscheidet sich also insofern von demjenigen des Mittelhirnes, dass die vordere Gewölbehälfte trotz ihrer mächtigen Entwickelung die hintere nicht verdrängt oder in sich aufnimmt, sondern nur ein Erzeugniss der ersteren, die Grosshirnhemisphären, sich von den beiden ursprünglichen, später wieder vereinigten Gewölbehälften isolirt.

Wir haben noch einmal zu den Grosshirnlappen zurückzukehren, um deren weitere, von ihrem Mutterboden unabhängige Entwickelung zu verfolgen (*Taf. VIII*). Sehr nahe an seinem Vorderende und an der Grenze seiner Seiten- und Bauchfläche verschmilzt jeder Lappen mit der Auskleidung der angrenzenden Nasengrube; darauf wird zwischen beiden Organen eine Brücke ausgezogen, das Bündel der Riechnerven, und wo dieselben vom Grosshirnlappen entspringen, entwickelt sich an letzterem ein kleiner rundlicher oder länglicher Hügel, der Riechnervenhügel. Die Grosshirnlappen wachsen nun über die Grenzen der Riechnervenhügel hinaus; dieses Wachsthum beruht aber nicht auf einer einfachen Längenausdehnung der hohlen Lappen, sondern wird durch die Bildung solider Fortsätze ihrer Vorderwand hervorgebracht, welche auch äusserlich durch seichte Furchen von ihrem Mutterboden sich abgrenzen. An der Bauchfläche der Grosshirnlappen erkennt man deutlich, dass jene dicken Auswüchse unmittelbar vor den Riechnervenhügeln von den ersteren ausgehen, und in dem Masse, als sie sich verlängern, eine etwas dünnere strangartige Fortsetzung jener Hügel, welche ihnen eng angeschlossen und mit ihnen verwachsen bleibt, mit hervorziehen. An einjährigen Thieren scheinen diese Stränge noch die einzigen Wurzeln der Riechnerven zu bilden; an älteren Exemplaren dagegen treten ganz offenbar noch besondere Faserzüge aus den soliden Auswüchsen der Grosshirnlappen zum Vorderende der Stränge, um mit ihnen gemeinsam das Bündel der Riechnerven zu bilden. Diese Faserzüge sind aber nach meiner Ansicht nachträgliche Bildungen, veranlasst durch die innige Verbindung der Stränge mit der Bauchfläche des Hirns. Ursprünglich sind jene soliden Auswüchse der Grosshirnlappen getrennt; aber schon in etwas grösseren Larven findet man sie in der Medianebene verschmolzen, sodass nur eine seichte Furche ihre frühere Trennung andeutet. Sie bilden also eine vordere Verbindung der Grosshirnlappen, während dieselben im grösseren Verlaufe ihrer Länge völlig

getrennt bleiben. – Ein weiteres Eingehen auf die Einzelheiten des Vorderhirns liegt nicht im Plane dieser Arbeit; ich wende mich daher jetzt zum Hinterhirne.

Das Hinterhirn ist nicht nur ursprünglich eine wenig veränderte Fortsetzung des Rückenmarkes, sondern bleibt es eigentlich auch im erwachsenen Thiere, wesshalb seine weitere Ausbildung der Untersuchung keine Schwierigkeiten macht. Man denke sich die dicken Seitentheile der Rückenmarksröhre, während sie an der unteren Hälfte nahe zusammen stehen, aufwärts stark aus einander gebogen, sodass der sehr erweiterte Raum von einem dünnen Dache überwölbt wird, und man hat die allgemeine Form nicht nur des embryonalen sondern auch des Hinterhirnes der jüngeren Larven (*Taf. VIII, Taf. XV*). Sowohl die Wölbung wie die seitliche Erweiterung nehmen von hinten nach vorn zu. Hinter dem Mittelhirne geht das dünne Dach in eine senkrechte dicke Platte über, welche die Hinterwand der zwischen beiden Hirnhälften befindlichen Einschnürung bildet, sodass also nur die spaltartige untere Hälfte des Hinterhirnraumes unter jener Einschnürung hindurch eine unmittelbare Fortsetzung im Verbindungskanale findet. Das dünne ohngefähr dreieckige Dach des Hinterhirns löst sich später ebenso wie es in der vorderen Hirnlücke geschieht, von den Seitentheilen ab und bildet gleichfalls den unteren epithelartigen Ueberzug des Adergeflechts des Hinterhirns. An demselben glaube ich deutlich erkannt zu haben, dass die Gefässe in tiefe Rinnen des Hirndaches eingesenkt waren; ihre Anordnung in langen Schleifen, welche von einem mittleren, gegen die beiden vorderen Ecken des Hirndaches gabelig gespaltenen Stamme gegen die äusseren Ränder ziehen, erzeugt daher an der Innenfläche des Hirndaches ein zierliches Bild von sehr scharf ausgeprägten Wülsten (*Taf. VIII Fig. 149. 152*). Während der Ablösung der dünnen Decke drängt der sich ausdehnende Gewölbetheil des Mittelhirns gegen die vordere senkrechte Platte des Hinterhirns rückwärts; dadurch wird sie endlich nach hinten umgelegt und bildet alsdann eine schmale Brücke über dem Anfange der Hinterhirnhöhle, welche man mit Recht dem kleinen Gehirne der höheren Wirbelthiere vergleicht. Jene Verschiebung des Gewölbetheils vom Mittelhirne ist unzweifelhaft mit eine Folge der schon besprochenen Hebung der ganzen vorderen Hirnhälfte. Dass sie aber nicht zugleich ein Zeichen für eine wirkliche Umrollung dieser Hirnhälfte ist, ergibt sich aus der gleichzeitigen Erhebung der vorderen Grundfläche des Hinterhirnes, wodurch eine quere Vorwölbung derselben erzeugt und ferner der Knickungswinkel der allgemeinen Hirnaxe ohngefähr in gleichem Masse verengt wird, als jene Verschiebung zu seiner Erweiterung beiträgt.

Die histiologische Entwickelung des Hirnes ist, soweit es die Bildung der Nervenfasern und -zellen betrifft, ganz dieselbe wie im Rückenmarke. Es ist aber selbstverständlich, dass ich auf ihre mannigfaltigen Gruppirungen im Hirne im Einzelnen nicht näher eingehen kann. Daher will ich nur eine hieher gehörige Beobachtung mittheilen, weil sie meine Darstellung der morphologischen Hirnbildung illustrirt. Die weisse Masse setzt sich vom Rückenmarke her ununterbrochen in das Hirn fort, und so wie dort ihre beiden Streifen der Axe der Nervenröhre parallel verlaufen, befinden sie sich auch im Hinter- und Mittelhirne in der unteren Hälfte der Seitentheile in geradliniger Fortsetzung vom Rücken her. Im Vorderhirne angelangt, verlaufen sie nicht etwa in derselben Richtung weiter, also horizontal zum späteren Vorderende des ganzen Hirnes, sondern bleiben in der ursprünglichen Richtung der Seitenplatten, biegen also unter dem Gewölbe des Mittelhirnes rechtwinkelig nach unten um, und vereinigen sich gürtelförmig im Bereiche der Sehnervenplatten, sodass der vor dem Sehnerven liegende Theil der Fasern sich später gegen die Grosshirnlappen ausbreitet, der andere Theil hinter dem Sehnerven in den Basaltheil hinübergreift, während die graubleibende Sehnervenplatte zwischen beiden Bündeln quer eingelagert bleibt, also den sonst einheitlichen Hauptfaserzug in seinen Schlussstücken spaltet (*Taf. XV Fig. 284, Taf. XVI Fig. 297. 303, Taf. XVIII Fig. 304. 305. 314—316*). Andere weisse Faserzüge entstehen wie es scheint unabhängig von jenen ursprünglichen Streifen, welche den Verlauf der eigentlichen Hirnaxe und die Theile des Hirnes bezeichnen, welche mit den Seitenhälften des Rückenmarkes verglichen werden können.

Indem ich zum Vergleiche der früheren und meiner eigenen Beobachtungen über die Entwickelung des Centralnervensystems übergehe, will ich zuerst einige Angaben über dessen Histiogenese berichtigen. Reichert lässt die innere gefärbte Auskleidung der Nervenröhre, Remak dagegen den Centralkanal des Rückenmarks schwinden, während jene Auskleidung zur besonderen Anlage der grauen Masse werden soll. Es schwindet aber weder das Eine noch das Andere, und auch die zweite Angabe Remak's ist irrig, da die Deckschicht des oberen Keimblattes sich bloss in den inneren Theil der grauen Masse verwandelt, sodass die Grundschicht an der Bildung des letzteren jedenfalls stärker betheiligt ist. Es bietet gerade das Centralnervensystem den ersten Beleg dafür, dass jene beiden

Schichten, sobald sie aufhören die Theile des indifferenten oberen Keimblattes zu sein, zu einer gleichartigen Bildungsmasse verschmelzen. Allerdings unterscheidet sich die unmittelbare Auskleidung des Centralkanals der fertigen Nervenröhre in einem gewissen Grade von der übrigen grauen Masse durch die epithelartige Anordnung ihrer Zellen. Aber diese Zellenlage lässt sich nicht auf die besondere morphologische Anlage der Deckschicht zurückführen, sondern entsteht nach der Verschmelzung der beiden Keimblattschichten durch histiologische, d. h. auf den Veränderungen der Zellen selbst beruhende Sonderung; und ausserdem wird ein nicht geringer Theil der Deckschicht sowohl beim Schlusse der Medullarröhre als auch bei der Verwachsung des oberen Theils des spaltförmigen Centralkanals von dem unmittelbaren Umfange des letzteren ausgeschlossen und in das Innere der grauen Masse aufgenommen.* Dieser rein physiologische und nicht morphologische Werth der Zellenauskleidung des Centralkanals kann gar nicht treffender illustrirt werden als durch die homologen Theile in der Augenblase, nämlich die Stäbchen- und Zapfenschicht und das Pigmentepithel der Netzhaut, welche urspünglich gleichfalls die kontinuirliche innere Auskleidung der röhrig geschlossenen Axenplatte darstellen (*vgl. Taf. VIII Fig. 159*). Die Zapfenschicht ist von der übrigen Netzhaut weder genetisch geschieden noch ihr in der Art eines Epithels entgegengestellt, während das Pigmentepithel bloss eine verdünnte Fortsetzung der ganzen Netzhaut ist. — Die ursprüngliche Zellenmasse der Cerebromedullarröhre bildet ferner ausser den Nervenelementen auch noch bindegewebige Theile zwischen denselben; doch muss ich ganz entschieden der Ansicht von v. Baer und Rathke entgegentreten, als wenn die äussern Hüllen des Centralnervensystems aus der ursprünglichen Nervenröhre abstammten. Ich habe ihre Bildung aus dem mittleren Keimblatte Schritt für Schritt verfolgen können (*vgl. Taf. XI 197. 198*).

Hinsichtlich der morphologischen Entwickelung des Hirnes sind die ältesten Beobachtungen, selbst diejenigen Rusconi's, viel zu vereinzelt um einen richtigen Einblick in den Zusammenhang der Erscheinungen gewähren zu können; sonst wäre es auch unerklärlich, wie Rusconi die Augenblasen vom

* Ich mache hier darauf aufmerksam, dass Stieda im Rückenmarke des Amphioxus Spuren eines obliterirten oberen Abschnittes vom Centralkanal fand, dessen frühere Epithelzellen sich in der grauen Masse erhalten hatten (Studien über den Amphioxus lanceolatus, Mémoires de l'Acad. imp. des sciences de St. Petersbourg, XII Série, Tome XIX, Nr. 7 S. 39). Ihre Anwesenheit scheint aber hinlänglich zu beweisen, dass sie entweder schon vorher in ihrer Funktion sich von der übrigen grauen Masse nicht unterschieden oder sich ihr nachträglich angepasst hatten.

Beginne ihrer Abschnürung an für die Anlagen der Nasengruben halten konnte. So beschreibt er ferner ganz richtig die Hirnbasis älterer Larven, ohne ihre frühere Bildung zu erwähnen, während er die Längstheilungen der meisten Hirntheile, namentlich aber die wirklichen Lücken des verlängerten Markes und des Vorderhirnes durchaus irrthümlich auf die offen bleibenden Hirnnäthe zurückzuführen suchte. Ueber die Bildung der einzelnen Hirnabschnitte hat Rusconi immerhin einige bemerkenswerthe Thatsachen festgestellt. Erstens erkannte er vollständig die ursprüngliche Hirnbeuge und die Retortengestalt des Hirnes; ferner, dass die nach unten abgebogene Hirnhälfte drei vorgewölbte Abschnitte erzeuge, die Grosshirnhemisphären, die Lobi optici und den Vierhügel, die hintere Hirnhälfte aber sich in das Kleinhirn und das verlängerte Mark sondere. Doch wird die bleibende Lage dieser Hirntheile irrigerweise so aufgefasst, als wenn in Folge einer Hebung der abgebogenen Hirnhälfte die ganze spätere Hirnaxe in einer geraden Linie verliefe.

Diese von Rusconi eigentlich nur angedeuteten Verhältnisse gewannen erst ihre volle Bedeutung durch die weiteren Ausführungen v. Baer's*, welche die noch heute giltigen Grundlagen zur Beurtheilung der Architektonik des Hirnes lieferten. Ich muss dazu bemerken, dass, wenn v. Baer die Entwickelung des Batrachierhirnes nur ganz kurz behandelte, weil er sich auf die derselben durchaus entsprechenden und näher ausgeführten Verhältnisse im Hirne des Hühnchens berufen konnte, es mir auch gestattet erscheint, seine Bemerkungen über das letztere hier in den Kreis der Betrachtung zu ziehen. Die Sonderungen des vorderen, erweiterten Endes der Medullarröhre schildert er folgendermassen. „Nachdem zuerst ein vorderes rundliches Bläschen von dem viel längern hintern Raume sich abgegrenzt hatte, theilt sich fast gleich darauf auch dieser, und man hat nun drei Bläschen.“ „Die vordere Blase wird das grosse Hirn, die hintere das kleine Hirn mit dem verlängerten Marke, und die mittlere die sogenannte Vierhügelmasse mit einem entsprechenden Theile der Hirnschenkel (Mittelhirn). Das vordere Bläschen theilt sich aber bald in zwei Abtheilungen, indem die vorderste und obere Wand sich rasch hervorstülpt. Sie stülpt sich aber doppelt oder zu beiden Seiten neben der Mitte hervor (Grosshirnhemisphären — Vorderhirn), sodass diese im Verhältniss zu den Seitentheilen eingesenkt bleibt. Die hintere Region des ersten Hauptbläschens bleibt unpaarig

* Für die theils oberflächlichen, theils falschen Angaben Reichert's und Remak's über die Morphologie des Batrachierhirnes verweise ich einfach auf die im Eingange dieses Abschnittes mitgetheilten Auszüge.

(dritte Hirnkammer — Zwischenhirn) und grenzt sich auch etwas von den vordern gedoppelten ab. Auch sondert sich die hintere Hauptblase in zwei, eine vordere kürzere (kleines Hirn — Hinterhirn) und eine hintere längere (verlängertes Mark — Nachhirn). So sind also fünf Bläschen aus den ursprünglichen dreien entstanden" (Nr. 8 II S. 106—107). „Alle Bläschen liegen ursprünglich ziemlich in einer Linie hinter einander, machen jedoch vorn eine Krümmung, da das vorderste Ende des Embryo sehr früh umgebogen ist. Auch stehen sie in so fern nicht in gleicher Beziehung zu einander, als das vorderste Doppelbläschen eine Erweiterung oder eine Art Aussackung, nicht von dem ganzen Umfange der Medullarröhre, sondern nur von der oberen Wand ihres vordern Endes ist, woraus folgt, dass das ursprüngliche vorderste Ende der gesammten Medullarröhre hinter diesem Doppelbläschen zurückbleibt, und eine unmittelbare Verlängerung des Zwischenhirnes nach unten wird. Dieses Ende verengt sich später allmählich mehr, wird durch die allgemeine Krümmung die das Hirn erfährt, nach dem Rückenmark hin zurückgebogen und bildet sich zum Trichter und Hirnanhange" (S. 108). Endlich wird noch bemerkt, „dass das Hirn aus denselben Markplatten gebildet wird, aus denen auch das Rückenmark besteht. Diese Platten sind nun absatzweise zu den Bläschen ausgebuchtet und sehr dünn. Nur der untere Rand, eine Fortsetzung des unteren Rückenmarkstranges, ist schon sehr früh etwas dicker. Er nimmt dann allmählich an Dicke zu und gewinnt das Ansehen eines Hirnschenkels. Man kann also nun zwei untere Stränge, die Hirnschenkel, und von ihnen sich erhebende Blätter unterscheiden. Jede Abtheilung des Hirnes hat ihren Antheil an dem Hirnschenkel mit seiner blattförmigen Ausbreitung jeder Seite. So lange der Hirnschenkel nur noch der kaum unterscheidbare Saum der Markplatten ist, findet er in der hintern Wand des Trichters sein Ende." „Die unteren Stränge des Rückenmarks gehen nämlich, sobald sie eine gewisse Ausbildung erlangt haben, allerdings in das Vorderhirn über, nicht aber die Centrallinie der Medullarröhre und was ihr zunächst liegt" (S. 109). Aus diesen Beobachtungen zieht v. Baer den Schluss, dass die oben bezeichneten fünf Abschnitte „morphologische Elemente des Hirns" seien, und dass man mit Recht sagen könne, „dass das Hirn in der ersten Periode eine längliche, in fünf Abschnitte getheilte Erweiterung der Medullarröhre ist" (S. 107—108).

Die vorangestellten eigentlichen Beobachtungen enthalten, ohne dass es v. Baer selbst hervorgehoben hätte, zwei sehr wichtige allgemeine Thatsachen: 1. dass, da der Trichter und Hirnanhang das ursprüngliche Hirnende darstellten,

auch die fortgesetzten Seitenplatten des Rückenmarks dort ausliefen, die Hirnaxe stets ungebogen bleiben müsse, 2. dass jeder Hirnabschnitt einen Theil der ganzen Hirnröhre, also auch der gemeinsamen Axe, der Seitenplatten und der dadurch bezeichneten Grundfläche enthalte. Diese Thatsachen sind in ihrer Allgemeinheit ganz richtig, und wenn v. Baer selbst keinen besonderen Nachdruck darauf legte, so sehe ich den Grund dafür darin, dass seine Auffassung des fertigen Hirnes, die ich erst weiter unten besprechen will, gar nicht an jene Thatsachen anknüpfte. Im einzelnen sind jedoch jene Beobachtungen nicht fehlerfrei und dies rührt zum grössten Theile daher, dass das ihnen zu Grunde liegende Objekt, das embryonale Hirn des Vogels, zur Feststellung allgemeingiltiger Unterscheidungen viel weniger geeignet ist als z. B. das Hirn der Batrachierembryonen. Im ersteren ist allerdings die Basis der abgebogenen vorderen Hirnhälfte, nämlich die Hinterwand des späteren Trichters sehr deutlich markirt; von dort an vor- und aufwärts beschreibt aber die Hirnwand bis zum Scheitel des Mittelhirnes einen fortlaufenden Bogen, und wurde daher von v. Baer offenbar bloss für die eigentliche Oberseite der Hirnröhre gehalten, sodass also die letztere sehr verschmächtigt und gewissermassen mit einer Spitze im künftigen Hirntrichter enden sollte. An den Batrachierembryonen ist aber die Axe der vorderen Hirnhälfte und daher die Schlussseite oder das eigentliche Hirnende so bestimmt vorgezeichnet und ferner durch den Verlauf der Seitenplatten weisser Marksubstanz so unverkennbar festgestellt, dass bei den Amnioten dieselben Verhältnisse, wie mir scheint, nur durch die sehr früh beginnende Vorwölbung des Vorderhirnes sich der Erkenntniss entziehen. Denn das, was v. Baer von den Hirnschenkeln seiner Embryonen sagt, kann ich für die Embryonalzeit, um welche es sich bei unseren Bestimmungen handelt, nicht bestätigen, da ich alsdann in der Hirnwand gar keine histiologischen Unterschiede finde. Daher muss ich daran festhalten, dass die Hirnaxe zwischen der Wurzel der Grosshirnhemisphären und dem Trichter, also ohngefähr zwischen den Sehnervenursprüngen ende, und dass der Trichter nur den Basaltheil des Vorderhirnes darstelle. Immerhin hat v. Baer ganz richtig die Grosshirnhemisphären und den Trichter als zusammengehörige Theile eines ersten Hirnabschnittes und nur irrigerweise das die dritte Hirnkammer einschliessende Zwischenhirn als einen zweiten, darüber liegenden Abschnitt aufgefasst. Denn jene beiden erstgenannten Hirnregionen bilden niemals, auch nicht bei den Amnioten, einen unter der dritten Hirnkammer zusammenhängenden und von dieser abgesonderten Theil; sondern die letztere liegt stets zwischen beiden und bildet den

Gewölbetheil, der Trichter den Basaltheil eines ersten vordersten Hirnabschnittes, dessen Decke sich in die zwei hohlen Lappen des grossen Hirnes ausstülpt. Wenn man von homologen Abschnitten der ganzen Hirnröhre reden will, so gibt es in der vorderen Hirnhälfte nur zwei, mein Vorderhirn und das Mittelhirn. Denn wenn ich auch in der Beschreibung zwei Gewölbehälften des ersteren unterschied, so kann doch nicht entgangen sein, dass diese Unterscheidung sich mit der anatomischen Eintheilung des fertigen Hirns nicht deckt. Einmal bleiben die zu jenen beiden Gewölbehälften zugehörigen übrigen Regionen der Hirnröhre, nämlich der Mittel- oder Stammtheil des Vorderhirns mit dem Verbindungskanale und alsdann der Basaltheil, der sich später in den Hirntrichter verwandelt, ungetheilt. Was nun das Gewölbe des Vorderhirns selbst anbelangt, so geht sein ursprünglicher Bestand gar nicht in der Art verloren, dass eine vordere Hälfte sich in den Grosshirnhemisphären von einer hinteren trennte; sondern die erstere bleibt, soweit sie durch die vordere Umschliessung der unpaaren dritten Hirnkammer und durch die Verbindungshaut, namentlich durch deren rautenförmige Verbreiterung von Anfang an gekennzeichnet ist, auch weiterhin bestehen und z. B. durch die an Stelle jener Verbindungshaut tretende Hirnlücke immer leicht unterscheidbar. Während ferner die Grosshirnlappen nur als eine Art Anhangsbildung dieses Vordergewölbes erscheinen, verliert dasselbe später sogar seine vorübergehende und nur äusserliche Absonderung gegen das Hintergewölbe, um mit ihm wieder zu der einheitlichen Decke der dritten Hirnkammer zusammenzufliessen. Wäre dies aber auch nicht der Fall und erhielte sich auch die äusserliche Sonderung beider Gewölbehälften, so wäre doch die ähnliche Entwickelung des Mittelhirns massgebend: dasselbe zeigt anfangs, wenn auch in geringerem Grade, dieselbe Sonderung seines Gewölbes wie das Vorderhirn. Die Rückbildung der hinteren Hälfte des Mittelhirngewölbes ist aber natürlich für die Beurtheilung der Homologie von keinem Belang. Wenn die homologen Körpertheile sich nicht verschieden entwickelten, so würden wir eben überhaupt nicht nach Homologien suchen. Solange also das Mittelhirn mit vollem Rechte für einen einheitlichen und einfachen Hirnabschnitt angesehen wird, so lange muss dies auch für das Vorderhirn gelten. Selbst die Sonderung von Vorder- und Mittelhirn ist nicht so ursprünglich und scharf, als man es vielleicht annimmt. Remak's Angabe, dass dieselbe bei den Batrachiern derjenigen von Mittel- und Hinterhirn vorangehe, ist nach meinen Untersuchungen ganz irrig und konnte sich nur auf die Beobachtung des Vogelhirns stützen, an welchem schon v. Baer das Vorderhirn sich zuerst

abgrenzen sah. Genau genommen gründet sich aber diese Sonderung nur auf die beginnende Vorwölbung der Augenblasen, deren hintere Abschnürung jedoch selbst in der allerersten Zeit nicht mit der bleibenden Grenze des Vorderhirns zusammenfällt, welche vielmehr eine kurze Strecke dahinter und nicht früher als die ähnliche hintere Abgrenzung des Mittelhirns oder die Scheidung meiner beiden Hirnhälften erscheint (vgl. Nr. 40 Taf. III Fig. 30, Nr. 110 Taf. II. III). Und damit stimmen meine Beobachtungen an Batrachiern überein (*Taf. VI Fig. 108*, *Taf. VII Fig. 127*), sodass ich die Theilung in jene beiden Hälften als die ursprünglichere betrachten muss. — Was die Trennung von Hinterhirn und Nachhirn betrifft, so gilt für sie dasselbe, was ich vom Vorderhirne sagte: homologe Abschnitte der ganzen hinteren Hirnhälfte gibt es bei den Batrachierembryonen ganz bestimmt nicht, und soweit meine Erfahrungen reichen, auch nicht bei den Embryonen anderer Wirbelthiere, sondern nur verschiedene Abschnitte des Hirndaches, welche bald früher und stärker (Amnioten), bald später und schwächer (Batrachier) hervortreten und ebensowenig wie etwa die Ausstülpungen der Darmröhre (Leber, Lunge u. s. w.) zur Eintheilung des ganzen betreffenden Primitivorgans benutzt werden dürfen. Meine Untersuchungen ergeben also, dass die drei primitiven Hirnabschnitte oder „Hirnbläschen" von v. Baer nach ihrer Lage und ihren Grenzen im allgemeinen richtig bestimmt wurden, wogegen die fortgesetzte Theilung in fünf homologe Abschnitte unzulässig ist. Wir hätten also zuerst zwei Hirnhälften, von denen die hintere annähernd horizontal liegen bleibt*, die vordere aber abgebogen wird, sodass die ursprüngliche Axenknickung niemals verschwindet. Die Beugung selbst fällt in den Bereich der vorderen Hirnhälfte, und der sie umfassende Abschnitt sondert sich als Mittelhirn ab, welches keilförmig den Raum zwischen dem Hinter- und dem Vorderhirne ausfüllt. In dem letzteren läuft die Axe an der Sehnervenplatte aus, d. h. etwa in der Mitte der Schlussseite des ganzen Hirns oder der späteren anatomischen Hirnbasis. Diese drei Abschnitte beziehen sich alle auf die ganze ursprüngliche Hirnröhre, sind also einander vollständig homolog; denn jeder hat einen Antheil an der Basis, am Mitteltheile und an der Decke des röhrigen Primitivorgans. Ausserdem ist aber auch ihre fernere Entwickelung ihrem Wesen nach nicht sehr verschieden, indem sie überall vorherrschend in der gleichen Region, nämlich am Gewölbe oder Hirndache erfolgt,

* Die nach unten konvexe Biegung des Hinterhirns tritt erst während der späteren Entwickelung ein und ändert ferner, wie ich zeigte und worauf es hier in erster Linie ankommt, nicht das Verhältniss des hinteren Axenabschnittes zum vorderen.

dessen Ausdehnung durch die umgebenden Formbedingungen am meisten begünstigt erscheint. Darin, dass diese Entwickelung des Gewölbes überall in aufwärts gerichteten Ausbuchtungen sich offenbart, welche in der Höhe mehr oder weniger deutlich halbirt erscheinen*, lässt sich eine fernere allgemeine Uebereinstimmung der drei Gewölbeabschnitte nicht verkennen. Die homologen Theile derselben im Vorder-, Mittel- und Hinterhirne sind also 1. die Grosshirnhemisphären nebst der Decke der dritten Hirnkammer und dem Epithel des Adergeflechtes, der Vierhügel und das kleine Gehirn nebst dem Epithel des hinteren Adergeflechts, 2. die dritte Hirnkammer, die obere Erweiterung des Aquaeductus Sylvii und der vierten Hirnkammer. Hinsichtlich der Abweichungen in der Entwickelung der einzelnen Gewölbe verweise ich auf die oben mitgetheilten Bemerkungen über das Vorderhirngewölbe. Alle übrigen Besonderheiten** ergeben sich von selbst ohne die allgemeine Auffassung zu stören. Die Veränderungen der Basaltheile sind geringer, indem der Trichter (Vorderhirn), der Boden des Aquaeductus Sylvii (Mittelhirn) und derjenige der vierten Hirnkammer (Hinterhirn) die betreffenden drei Homologa sind, wobei übrigens nicht zu vergessen ist, dass am Vorderhirne eine Schlussseite dazukommt, sodass dort das, was am Mittel- und Hinterhirne als eine fortlaufende Rinne erscheint, einen vorderen (unteren) Abschluss besitzt und daher natürlich von Anfang an, bevor noch eine weitere Umbildung eintrat, buchtförmig ist. Am wenigsten verändert sich der Mitteltheil der drei Hirnabschnitte, den ich daher den Stammtheil nenne; er behält seine dicken Wände mit dem eingeschlossenen engen Kanale, welcher der einzige ununterbrochen fortlaufende Theil des ursprünglichen Hirnraumes bleibt und daher die durch Einschnürungen von einander getrennten Buchten der Gewölbe und der Basaltheile mit einander verbindet (Verbindungskanal). Wo die Basaltheile wenig verändert sind, also im Mittel- und Hinterhirne, bildet der Stammtheil mit denselben einen einzigen Höhenabschnitt. Seinen Abschluss findet er in der Sehnervenplatte.

Da alle voranstehenden Ausführungen sich auf die Batrachier und grösstentheils auch auf die Amnioten beziehen, so will ich hier noch einige kurze Be-

* Auch am Homologon des kleinen Gehirns bei den Batrachiern ist die Halbirung in dem medianen Einschnitte angedeutet (Taf. VIII Fig. 151).

** Die Entstehungsweise der Zirbel der Batrachier verbietet es, sie einfach für eine Ausbuchtung des Gewölbes zu erklären. Da sie ein Umbildungsprodukt einer letzten Verbindung des Hirns mit der Oberhaut ist, könnte dabei an die ähnliche Oeffnung bei den Embryonen von Amphioxus gedacht werden (Nr. 111 S. 7, Taf. II Fig. 21. 23).

merkungen über die Entwickelung des Hirns der Knochenfische hinzufügen.* Sein ursprünglicher Zustand ist der einer gestreckten, vorn nur wenig geneigten Fortsetzung des Rückenmarks, und es kann bei den eigenthümlichen äusseren Verhältnissen der Entwickelung des Teleostierkopfes leicht der Eindruck entstehen, dass jene Lage sich erhalte, und der Hirntrichter und die über ihm befindliche Faltung der Hirnbasis sich nicht in Folge einer allgemeinen Hirnbiegung, sondern ohne eine solche lokal entwickelten. Dennoch glaube ich eine solche Beugung an folgenden Merkmalen erkannt zu haben. Die Abschnürung der Augenblasen erfolgt bei allen genannten Wirbelthierembryonen in der Weise, dass sie in der Nähe des Mittelhirnes anfängt und parallel der Axe des Vorderhirns gegen die Schlussseite fortschreitet, sodass die Wurzeln der Augenstiele an der letzteren liegen. Daher finden wir die Augenblasen bei den Amnioten und Batrachiern von unten aufgerichtet, bei den Knochenfischen von vorn nach hinten sich erstreckend und ziemlich nahe der Oberfläche des vordersten Hirnendes wurzelnd. Diese letztere Lage bleibt aber nicht erhalten; das hintere freie Ende der Augenblase richtet sich allmählich auf, die Wurzel ihres Stieles senkt sich und zugleich wird ein unterer hinterer Theil des Vorderhirns rückwärts unter das Hinterhirn, ein oberer Theil vor die Augenblasen geschoben. Da ein Zusammenhang dieser Lageveränderungen nicht zu verkennen ist, so folgere ich daraus, dass die durch die Wurzel der Augenstiele bezeichnete Schlussseite des Vorderhirns sich abwärts und rückwärts umwälzt und dadurch die hinter und unter dem Auge befindliche eigentliche Basis des Vorderhirns nach hinten umlegt, sodass genau dieselben Verhältnisse hergestellt werden, wie ich sie bei den andern Wirbelthieren beschrieb. Diese Bewegung kann aber nur auf eine Verlängerung des ganzen Centralnervensystems während seiner Umbildung zur Röhrenform zurückgeführt werden. So lassen sich also für die morphologische Umbildung des Hirns bei allen Wirbelthierklassen nicht nur die wesentlich gleichen Endergebnisse, sondern auch ebenso gleiche allgemeine Ursachen derselben selbst bei verschiedener äusserer Erscheinung nachweisen, wobei ich jedoch für das Einzelne wie für die ganze spätere Entwickelung auf die Deutung der besonderen mechanischen Formbedingungen verzichte, da ihre Mannigfaltigkeit, welche mit derjenigen der Theile wächst, gar zu leicht zu einseitiger und daher irriger Auffassung führt.**

---

* Vgl. den Schluss des Abschnittes IV. 1. „Die Leistungen des oberen Keimblattes.“

** Einen Beweis dafür liefert uns His, indem er die nach unten konvexe „Brücken-

Nachdem ich aus dem Vergleiche der v. BAER'schen und meiner eigenen Untersuchungen erwiesen habe, dass v. BAER den morphologischen Aufbau des Hirns in einigen der wichtigsten Punkte, der bleibenden Axenbiegung und der ursprünglichen Dreitheilung senkrecht zur Axe, richtig erkannt hat, komme ich zu der von ihm aufgestellten allgemeinen Auffassung, zu seinem Schema der Hirnbildung. Dieses Schema beweist noch klarer als dasjenige der Gesammtentwickelung, wie sehr bei v. BAER noch die rein anatomische Vorstellung in der Entwickelungsgeschichte überwog. Jene nächstliegenden Folgerungen aus seinen Beobachtungen hat v. BAER selbst anzuführen unterlassen; ja, im unmittelbaren Anschlusse an die letzteren werden zu Gunsten einer schematischen und durchaus fehlerhaften Darstellung gerade die wichtigsten Ergebnisse vernachlässigt. Er wusste und hat es namentlich für die Fische hervorgehoben (Nr. 8 II S. 298. 303), dass es ursprünglich nur drei primäre Hirnbläschen gebe, er wusste, dass sein von der Centrallinie der Nervenröhre ausgeschlossenes Vorderhirn keine einfache und ursprüngliche Anlage besitze, sondern eine nachträgliche Doppelausstülpung aus der Decke des ersten jener Bläschen sei und ursprünglich mit dem Trichter zusammenhänge (Nr. 8 II S. 307); im fertig ausgebildeten Cyklostomenhirn, „welches am meisten auf der ursprünglichen Embryonenform beharre" und welches daher „von der Selbstständigkeit der fünf morphologischen Elemente des Hirns zu überzeugen" besonders geeignet sei, sieht endlich v. BAER Hinterhirn und Nachhirn in einem einzigen Abschnitte vereinigt (S. 311). Wenn er trotz diesem allen an den fünf Hirnbläschen als den Grundlagen der Hirnbildung festhält, so lässt sich dies nur so erklären, dass er im Entwickelungsverlaufe gar nicht nach allgemein giltigen Normen suchte, welche erst die anatomische Auffassung bestimmen sollten, sondern nur nach der einfachsten und möglichst gleichartigen Erscheinungsform verschiedener, anatomisch bestimmter und hervorragender Theile. So entstand jenes Schema der Hirnbildung, welches sich weder an die durch die Beobachtung festgestellten Homologieen band, noch durch die vielen Beweise gegen seine allgemeine Giltigkeit selbst nur für die fertige anatomische Erscheinung erschüttert wurde. v. BAER war eben Anatom, bevor es noch eine Entwickelungsgeschichte gab. In seinen

---

krümmung" des Hinterhirns mit der Amnionbildung in Zusammenhang bringt und daher den Anamnia abspricht (Nr. 109 S. 133). Ich habe dieselbe an unserm Batrachier beschrieben und von einem jungen, vollständig entwickelten Thiere abgebildet (Taf. VIII Fig. 148). Noch ausgezeichneter finde ich die Brückenkrümmung an einem Acanthiasembryo.

grossartigen Entwürfen zur vergleichenden Anatomie erkennen wir schon den Einfluss der Vorstellungen vom Wesen der thierischen Entwickelung, denen er zuerst lebendigen Ausdruck verlieh, aber noch fehlte die Sicherheit in der Führung dieser neuen Begriffe, noch war manches Vorurtheil zu mächtig um unter den wuchtigen Streichen der jungen Wissenschaft völlig zusammenzubrechen. So hinterliess v. Baer seinen Nachfolgern nicht eine unfehlbare Urkunde, sondern eigentlich nur eine grossartige Aufgabe, zu deren Lösung er die ersten wichtigen Fingerzeige gab. So wenig vollkommen aber auch seine einzelnen Ausführungen waren, so durchzog sie doch alle die lebendige Auffassung der organischen Entwickelung; und diesem fesselnden Antheile an der vollen Wahrheit haben es die v. Baer'schen Schemata zu danken, dass sie noch immer die Dogmen vorstellen, nach denen die Anatomie ihre Urtheile abwägt. Ja, seitdem der Begriff jener Entwickelung unsere morphologischen Anschauungen ganz durchsättigt und sich selbst in steigendem Masse geläutert hat, überträgt man ihn in dieser vollkommeneren Gestalt auf jene Tradition: wer jetzt v. Baer's Schema von der Hirnbildung wiederholt, muss davon überzeugt sein, dass die fünf Hirnbläschen homologe Abschnitte der Hirnröhre und als solche thatsächlich in allen Wirbelthierembryonen vorhanden seien. Und doch hat v. Baer dies weder strikt behauptet, noch uns seine widersprechenden Beobachtungen vorenthalten. Diese scheinen aber vergessen, und das unvollkommene Bild gilt für die eigentliche Beobachtung, welche man immer von neuem bestätigt zu haben glaubt, indem man sich bloss das Bild stets von neuem zusammensucht.

Bevor ich unsern Gegenstand, die Darstellung der allgemeinen Hirnbildung verlasse, glaube ich noch einige praktische Fragen erledigen zu müssen.— Wenn uns die Entwickelungsgeschichte zwingt, im Wirbelthierhirn* nur drei ursprüngliche und homologe Abschnitte anzunehmen, so braucht desshalb die anatomische Eintheilung noch nicht erschöpft zu sein. An jedem der drei Abschnitte lassen sich untergeordnete Sonderungen unterscheiden, welche je nach ihrer Verbreitung und der Ausbildung der gesonderten Theile natürlich eine verschiedene Beachtung verdienen, aber da sie nirgends den ganzen Umfang der

* Was für die Batrachier, Amnioten und Knochenfische gilt, kann bei der allgemeinen Uebereinstimmung ihrer embryonalen und ausgewachsenen Hirne mit denen der übrigen Wirbelthiere (Selachier, Ganoiden, Cyklostomen) auch für die letzteren angenommen werden.

Hirnröhre betreffen, auch niemals den Werth jener 3 primitiven Theile beanspruchen können. Die erste Stelle nimmt dabei das Vorderhirn ein, weil seine Eintheilung in drei Höhenabschnitte am weitesten verbreitet ist. Unter diesen scheinen die paarigen Ausstülpungen der Decke, die Grosshirnhemisphären, ausnahmslos vorhanden und daher die Ursache zu sein, dass man sie irrigerweise unter die primitiven homologen Abschnitte einreihte. Durch ihre Trennung vom Zwischenhirne hat v. Baer eine Eintheilung geschaffen, welche, wenn auch nicht im ursprünglichen Sinne, anatomisch und genetisch durchaus gerechtfertigt ist. Sein Zwischenhirn stellt nämlich zwischen dem Mittelhirne und den Grosshirnhemisphären das ganze ursprüngliche Vorderhirn, wie ich es bestimmte, vor* und wird nach v. Baer's Angaben (Nr. 8 II S. 108. 110. 113) durch die Hirnlücke oder den Hirnschlitz oben und die Sehnervenursprünge (Sehnervenplatte) unten, wozu man noch vorn die Verbindungshaut mit der vorderen Kommissur hinzurechnen sollte, ganz genau gekennzeichnet. Will man ausserdem den Trichter als den mehr oder weniger abgeschnürten Basaltheil des Vorderhirns vom Zwischenhirne trennen, so entspräche das letztere immerhin genetisch gut unterschiedenen Theilen, nämlich dem Stammtheile und dem primitiven Gewölbe des Vorderhirns. In neuerer Zeit hat nun Miklucho-Maclay, indem er behauptet von den v. Baer'schen Grundformen der Hirnbildung auszugehen (Nr. 112. S. 5), den vordersten Abschnitt des Selachierhirns als Vorderhirn so bestimmt, dass derselbe ausser den Grosshirnhemisphären in der vorderen Hälfte der dritten Hirnkammer noch einen unpaaren Theil besitze, welcher an der (anatomischen) Hirnbasis in den Trichter übergehe und sowohl den Hirnschlitz als auch, wie die Bezeichnung der Abbildungen bestätigt, den Sehnervenursprung umfasse (S. 7). Eine Erklärung dieser scheinbar ganz willkürlichen Abweichung von der allgemein angenommenen und wie ich zeigte ganz gut begründeten v. Baer'schen Eintheilung des Vorderhirns findet sich in einer zugehörigen Bemerkung insofern, als daraus hervorgeht, dass Miklucho-Maclay die Inkongruenz der v. Baer'schen Beobachtungen und seines Schemas gar nicht erkannt, sondern geglaubt hat, aus Beidem eine einheitliche Darstellung herauslesen zu müssen. Aber gegenüber der bestimmten anatomischen Unterscheidung des Zwischenhirns, welche v. Baer für die Fische ausdrücklich wiederholte

* Hat man die untergeordnete Stellung der Grosshirnhemisphären in der typischen Gliederung des Hirns zugegeben, so dürfte der Name „Vorderhirn" für sie nicht mehr passen, weil darin doch eine Gleichstellung mit dem Mittel- und Hinterhirne angedeutet ist.

Nr. 8II S. 303—306) kann seine Bemerkung über den ursprünglichen Zusammenhang der Grosshirnhemisphären und des Trichters nur den Sinn haben, dass sie, was auch in der That der Fall ist, zusammengehörige Höhenabschnitte, Decke und Basis desselben horizontal umgelegten Vorderendes der Hirnröhre seien; was aber nicht ausschliesst, dass das Zwischenhirn als der betreffende Mitteltheil von Anfang an zwischen ihnen liege. Denn v. Baer selbst sieht die Augenanlagen, also einen Theil des Zwischenhirns früher auftreten, als jene später durch die Sehnervenursprünge getrennten Theile sich aus der Hirnröhre abgesondert haben. Daher muss ich jene Ausscheidung des vorderen Theils der dritten Hirnkammer mit dem Hirnschlitze und der Sehnervenplatte aus dem Begriffe des Zwischenhirns, wenn Miklucho-Maclay sich dabei auf v. Baer beruft, als missverständlich bezeichnen. Anatomisch ist sie aber auch nicht haltbar; denn die deutliche Sonderung des hinteren Gewölbes des Vorderhirns (M. Maclay's Zwischenhirn) scheint, soweit ich es beurtheilen kann, auf die Fische beschränkt, also nichts weniger als eine allgemeine Erscheinung zu sein. Mehr noch als im Vorderhirne, bleibt die Einheit im Hinterhirne gewahrt; denn wenn wir seine embryonale Form bei den niedern Wirbelthieren (Fische, Batrachier) auch im ausgebildeten Zustande ziemlich unverändert wiederfinden, so kann das Gemeinsame nur in jener Einheit, die weitere Sonderung aber als ein Vorzug einzelner Klassen erscheinen. — Noch beschränkter in ihrer Verbreitung ist die Gliederung des Mittelhirns, dessen Theilung in eine vordere und hintere Hälfte sich vielleicht auf die von mir beschriebenen vorderen und hinteren Schenkel des Gewölbes zurückführen liesse.

Für die Vergleichung der verschiedenen Wirbelthierhirne sind bisher nur die Formen ihrer Einzeltheile und die daraus sich ergebenden Lageverhältnisse massgebend gewesen. Dies wird auf die Dauer nicht genügen; denn wenn uns die Frage nach den Verschiedenheiten der Hirnbildung zunächst auf das ursprünglich Gemeinsame verweist, von dem dieselben ausgingen, so muss man beim Suchen nach einer bestimmten Erscheinungsform des Gemeinsamen stets auf ein Schema kommen, da eine volle Gleichheit der Erscheinungen thatsächlich nicht existirt. Auch die Dreitheilung des Hirns wäre ein Schema, wenn man dabei an drei gleiche Bläschen dächte. Die volle Geichheit und Gemeinsamkeit ist eben nur im Gesetze zu finden, nicht wie es in der Erscheinung seinen besonders bedingten Ausdruck findet, sondern wie es im allgemeinen Wechselverhältniss der wirkenden Kräfte, in den Ursachen des Werdens sich bethätigt. So muss uns jene Vergleichung nothwendig auf die allgemeinen Bildungsur-

sachen zurückführen, um in ihnen die Gemeinsamkeit des Gesetzes und die Besonderheit der konkreten Bedingungen zu erkennen. Wenn man jedoch die reiche Gliederung der einzelnen Wechselwirkungen überblickt, in welche gerade bei der Entwickelung des Hirns die offenbar höchst einfachen embryonalen Grundlagen und ersten Formbedingungen auslaufen, so muss es bedenklich erscheinen, schon jetzt dem einheitlichen Kausalgesetze nachzuforschen. Indem ich daher die ganze Arbeit besserer Erkenntniss und reiferer Ueberlegung überlasse, erlaube ich mir nur auf ein Verhältniss aufmerksam zu machen, welches ein allgemeines Gesetz anzudeuten scheint, nämlich den Verlauf der Hirnaxe. Da in ihr die Lagerungsbeziehungen aller Theile der Hirnröhre zusammentreffen, so ist es klar, dass darin auch das Lagerungsgesetz derselben ausgesprochen ist, daher auch aus einer Veränderung der Axe eine solche der allgemeinen Lagerungsbeziehungen oder der die ganze Hirnröhre betreffenden Bildungsursachen erkannt werden kann. Eine solche Untersuchung setzt natürlich die Bestimmung der Axe voraus, was wiederum von der allgemeinen, gesetzmässigen Gestalt des Hirns abhängt. Denn selbstverständlich kann von einer eigentlichen Axe nur bei regelmässigen Formen die Rede sein. Eine solche ist für das Hirn bekanntlich die cylindrische Röhre; wie aber deren Verlauf oder was dasselbe ist, derjenige ihrer Axe sich während der Entwickelung gestaltet, scheint mir bisher nicht genügend untersucht zu sein. Dass die Hirnröhre gleich anfangs eine starke Biegung ausführt, ist nicht nur aus der Entwickelung der Amnioten und Batrachier bekannt, sondern kann, wie ich zeigte, auch für die Fische angenommen werden. Ich will hier auf die Ursachen dieser Biegung nicht weiter eingehen, sondern nur ihre weiteren Schicksale verfolgen. Solange die Höhe der abgebogenen Hirnröhre wie z. B. im jungen Batrachierembryo eine gleichmässige bleibt, kann man ihren Verlauf allerdings nach der Grundfläche, insofern dieselbe der Axe parallel läuft, beurtheilen; sowie jene Gleichmässigkeit aufhört, hat nur noch die Hirnaxe darüber zu entscheiden. Vergebens sucht man aber nach bestimmten Angaben über die Hirnaxe. v. Baer sagt von den Batrachiern in Uebereinstimmung mit Rusconi, dass das vorher „wenig übergebogene" Hirn sich später „gerade stelle" (Nr. 8 II S. 287); bei den Säugethieren soll nach der „Erhebung" des Hirns „nur noch der Trichter mit dem Hirnanhange als Denkmal der starken Umbeugung zurückbleiben" (S. 216). Huxley, der eine ganz vortreffliche anatomische Darstellung des Wirbelthierhirns geliefert hat, zeichnet das Schema desselben so, dass nur eine gerade fortlaufende

Axe des ganzen Hirns angenommen werden kann (Nr. 113 S. 53).* So wenig aber die Hirnaxe genannt und bezeichnet wird, ist es doch klar, dass, wo man in den Grosshirnhemisphären das erste Hirnbläschen annimmt, an welches das Zwischenhirn als zweites Hirnbläschen bekanntlich in demselben Niveau sich anschliesst, die Hirnaxe nothwendig an jenem vordersten Hirnende horizontal auslaufend gedacht werden muss. Dies ist aber nach meinen Untersuchungen nicht der Fall. Die Hirnaxe läuft anfangs nicht, wie man nach v. Baer annehmen könnte, im Trichter als dem zugespitzten Hirnende, sondern schon lange bevor ein zugespitzter Trichter besteht, an der eigentlichen Schlussseite des Hirns oder seiner späteren anatomischen Basis aus, und zwar in deren Mitte, wo in der Folge die Sehnervenplatte entseht. Es fragt sich nun, welche Umstände diesen Verlauf abändern können. Von den Seiten des Hirns kann dabei ganz abgesehen werden, weil sie sich vollständig symmetrisch entwickeln. Für die Decke und die Basis der vorderen Hirnhälfte muss man aber annehmen, dass nur allgemeine Veränderungen ihrer Mittellinien auf die Bestimmung der Hirnaxe von Einfluss sein können. Die beiden Grosshirnhemisphären müssen daher davon ausgeschlossen bleiben, weil sie überhaupt keine Fortsetzung der Hirnröhre, sondern seitlich symmetrische Ausstülpungen derselben sind, welche also ihren Verlauf gar nicht berühren; dasselbe gilt vom Mittelhirne, welches nur eine lokal beschränkte Erweiterung der ganzen Hirnröhre darstellt. Die allgemeinen Lageveränderungen der Decke und der Basis der vorderen Hirnhälfte sind nun sehr einfach. Im Batrachierembryo sieht man sie anfangs im sagittalen Bilde senkrecht und einander parallel verlaufen, sodass also die vordere abgebogene Hirnaxe die gleiche Richtung verfolgt (*Taf. II Fig. 37*); weiterhin divergiren sie gegen die sich ausdehnende Schlussseite, und wenn man die Axe stets in möglichst gleichen Abständen von beiden annimmt, so ergibt sich, dass sie durch die gleichartige Verschiebung jener beiden Mittellinien nicht verändert wird, sondern stets in die Sehnervenplatte ausläuft (*Taf. XVI Fig. 292. 293. 298*); endlich weitet sich die ganze Decke nach vorn und oben aus, ohne jedoch ihren Endpunkt an der Schlussseite entsprechend zu verändern, sodass dadurch die Umbiegungsform der ganzen Hirnaxe aus einem Winkel in

* Huxley spricht allerdings nur von drei Hirnbläschen; da er aber dieselben durchaus nicht als die einzigen homologen Abschnitte der ganzen Hirnröhre bezeichnet, sondern nur als die Ausgangspunkte der Entwickelung, wie sie ja v. Baer selbst aufstellte, so muss jene schematische Abbildung gerade zur Vorstellung verleiten, dass auch die späteren Bildungen den Hirnbläschen koordinirte Abschnitte seien.

einen immer flacheren Bogen übergeht, aber das durch die geraden Enden der Axe (im Hinterhirn und in der Sehnervenplatte) bestimmte Mass der Krümmung nicht erheblich geändert wird (*Taf. XV Fig. 283. 284*). Bei unserem Batrachier und ich kann wohl sagen, bei den Anuren überhaupt nimmt also die Hauptkrümmung der Hirnaxe im Laufe der Entwickelung von einem etwas spitzen bis zu einem nahezu rechten Winkel ab, ohne sich aber darüber hinaus wesentlich zu verändern. Stellt man an den übrigen Wirbelthieren dieselbe Untersuchung an, so ergibt sich: 1. dass die Krümmung der Hirnaxe im Embryo um so flacher beginnt und um so langsamer sich ausbildet, je weniger das ganze Hirn sich später entwickelt, 2. dass die im weiteren Verlaufe der Entwickelung sich offenbarende Rückbildung dieser Krümmung um so schwächer ist, je mächtiger die Grosshirnhemisphären sich ausbilden und umgekehrt. An den Säugethieren finden wir die stärkste Anfangskrümmung unter einem sehr spitzen Winkel,* und ferner beim Menschen eine sehr geringe, bei den Säugethieren mit wenig entwickelten Hemisphären (Kaninchen) schon eine stärkere nachträgliche Erweiterung jenes Winkels (Nr. 113 S. 56, Nr. 114 Taf. I Fig. 12, Taf. VI Fig. 2). Die Vögel und Reptilien haben anfangs eine beinahe ebenso starke Krümmung der Hirnaxe wie die Säuger (Nr. 115 Taf, I Fig. 7); die Rückbildung derselben ist aber sehr auffallend, der Winkel wird stumpf und weiter als bei unsern Batrachiern (vgl. Nr. 113 S. 260 und meine Abbildungen Taf. VIII Fig. 148—151). Daraus erklärt sich auch, warum das Massenverhältniss der Grosshirnhemisphären und des Zwischenhirns bei jenen Amnioten und den Batrachiern ohngefähr dasselbe ist; die ersteren haben für die spätere Entwickelung günstigere Grundlagen, aber offenbar viel ungünstigere weitere Bedingungen als die Batrachier, sodass sie gegenüber den letzteren, welche einen langsamen Fortschritt bekunden, eine Rückbildung von einer typisch höheren Stufe darstellen. Aehnlich verhält es sich bei den Fischen. Die Anfangskrümmung finde ich bei den Teleostiern (Forellenembryo) am flachsten, bei den Selachiern (Embryo von Acanthias) ebenso stark ausgebildet wie bei den Vögeln, sodass eine noch stärkere Rückbildung eintritt; und der bezeichnete Zusammenhang zwischen der Hirnkrümmung und der Ausbildung der Grosshirnhemisphären ist auf der Uebersichtstafel von Miklucho-Maclay (Nr. 112 Taf. VI) sehr evident. Dass die Cyklostomen endlich von der angegebenen Regel keine

* Da der Trichter anfangs gar nicht hervortritt, so kann der Winkel alsdann schon aus der Biegung der Basis erkannt werden, wie ich sie in Fig. 153 (Taf. VIII) von einem jungen Kaninchenembryo abgebildet habe.

Ausnahme machen und auch in dieser Hinsicht die unterste Stufe einnehmen, ergibt sich aus den Abildungen J. Müller's (Nr. 76 II Taf. II. III): die Hirnaxe verläuft bis zur Sehnervenplatte in einem der geraden Linie sehr genäherten Bogen. — Sowie die Grosshirnhemisphären mit der Hauptkrümmung des Hirns, scheint das kleine Hirn (Amnioten) und das Mittelhirn (Selachier) mit der sogen. Brückenkrümmung in Wechselbeziehung zu stehen. Denn diese finde ich auch an Haiembryonen sehr stark entwickelt.

Nach diesen Bemerkungen über den wechselnden Verlauf der Hirnaxe wird man demselben eine gewisse Bedeutung für die vergleichende Beurtheilung verschiedener Wirbelthiere nicht absprechen können. Denn ganz offenbar deutet er als idealer Ausdruck für die allgemeinen Bildungsursachen der ganzen Hirnröhre darauf hin, wie die Entwickelung der Einzeltheile unter einer kausalen Wechselwirkung derselben verläuft, wie nur eine ganz bestimmte Richtung und Energie jener Ursachen einen Fortschritt der Gesammtentwickelung des Hirns bedingt, und in welcher Weise etwa beim Ueberblick über die ganze Reihe vorhandener Hirnformen das Endergebniss im einzelnen Falle hier als Stillstand auf einer niederen Stufe, dort als Fortschritt gegenüber dem ersteren oder endlich als Ablenkung von der aufwärts führenden Bahn, als Rückbildung erscheinen kann. Mit diesem blossen Hinweise auf ein noch wenig bebautes Gebiet der Entwickelungsgeschichte schliesse ich die Betrachtung der allgemeinen Hirnbildung, um noch einige Einzelheiten hervorzuheben.

Die soliden vorderen Auswüchse der Grosshirnlappen, welche ich an der Unke beschrieb, werden allgemein als Lobi, Bulbi oder Tubercula olfactoria aufgeführt und mit den gleichnamigen Theilen anderer Thiere verglichen (Nr. 41 Taf. XXIV Fig. VII, Nr. 80 S. 140. 142, Nr. 89 S. 728, Nr. 94 S. 7, Nr. 113 S. 161). Aus meinen Beobachtungen geht aber hervor, dass die Anlagen des Geruchsorgans, die Geruchsplatten, mit der Grundfläche der eigentlichen hohlen Grosshirnlappen verschmelzen, bevor jene soliden Fortsätze nur angedeutet sind, und darauf aus dieser Verbindung die Riechnervenstränge neben den nunmehr gleichfalls hervorwachsenden Fortsätzen herausgezogen werden. Allerdings ist die Anlagerung der Stränge an die darüberliegenden soliden Grosshirnfortsätze sehr innig; aber wenn auch in späterer Zeit ein unmittelbarer Uebertritt von Nervenfasern aus den Fortsätzen in die Stränge nachweisbar ist, so lässt sich doch die grosse Masse der letzteren stets leicht bis zum ersten Ursprung oder den Riechnervenhügeln verfolgen, welche dem Vorderende der Streifenhügel in den Seitenventrikeln entsprechen. Und da diese Bildung sich nicht auf unser Thier beschränkt, sondern, um einen Ge-

währsmann zu nennen, durch Wyman von der Rana pipiens beschrieben und abgebildet ist (Nr. 94 S. 7. 24, Taf. I Fig. 1), so kann die Vernachlässigung einer solchen Beobachtung (auch durch Wyman selbst) nur der mangelnden Kenntniss der betreffenden Entwickelung zugeschrieben werden. Auf Grund der letzteren muss ich aber behaupten, dass nicht jene soliden Auswüchse, welche mit den Riechnerven erst spät und in beschränktem Masse in Verbindung treten, sondern die Riechnervenhügel die eigentlichen Lobi oder Bulbi olfactorii der Batrachier sind. Was stellen alsdann jene mit einander verwachsenen Fortsätze der Grosshirnhemisphären vor? Wyman's Vermuthung, dass sie der nicht getheilte Rest des ersten Hirnbläschens seien (Nr. 94 S. 7 — 8), brauche ich hier nicht ernstlich zu widerlegen. Vielmehr wird man darin, dass die genannten Gebilde bei den niedriger stehenden, weniger entwickelten Batrachiern, bei Proteus, Siren, Menopoma, Menobranchus, gar nicht oder viel weniger mit einander verschmelzen als bei den Anuren (vgl. Nr. 6 Taf. IV Fig. XI. XII, Nr. 116 I Taf. VII Fig. V. VI, Nr. 94 Taf. II Fig. 5), einen Beweis sehen, dass die Verbindung beider Grosshirnhemisphären durch jene Fortsätze nicht ein Rückbildungsprocess, wie bei der vollständigen Verschmelzung derselben in manchen Selachierhirnen, sondern ein Fortschritt sei, bestimmt, eine besondere Kommissur der einander zugekehrten freien Flächen der Grosshirnhemisphären herzustellen. Alsdann kann aber die Homologie dieser Kommissur nicht zweifelhaft sein, — sie stellt gewissermassen eine erste Entwickelungsstufe eines Hirnbalkens vor. Derselbe entsteht bei den Säugethieren als eine freie und im Durchschnitte rundliche Kommissur zwischen den Grosshirnhemisphären,* deren Ausgangspunkt in unentwickelten Hirnformen (Kaninchen) vor der vorderen Kommissur der dritten Hirnkammer liegt (vgl. Nr. 113 S. 58); und damit stimmt die betreffende Kommissur der Batrachier vollständig überein. Nur fehlt ihr die weitere Entwickelung, namentlich die Fortsetzung nach hinten in Folge eines entsprechenden Wachsthumes der Hemisphären und der untere Anschluss an die Lamina terminalis, unsere Verbindungshaut des Vorderhirns, wodurch die zwischenliegende Trennungsspalte und die sie begrenzenden Wände der Hemisphären zum Septum pellucidum würden. Danach dürfte aber die Verbindungshaut des Vorderhirns der Fische, Reptilien und Vögel nicht, wie es M. Maclay auffasst (Nr. 112 S. 7), als Homologon des gesammten Kommissurensystems der Säugethiere, sondern nur der Commissura anterior und des Fornix

* Vgl. Kölliker Nr. 48 S. 237 und Huxley Nr. 113 S. 54. 55.

gelten Jene Anlage eines Balkens wäre ein ferneres Zeugniss, dass das Hirn der Batrachier in gerader Linie zum Anschlusse an die Hirne niederer Säugethiere führt, während die viel höher angelegten Hirne der Selachier, Reptilien und Vögel eben durch die frühzeitig zur Geltung kommende Rückbildung diesen Punkt der fortschreitenden Entwickelung nicht erreichen.

Ueber die Zirbel der Batrachier ist schon Manches gesagt worden, und doch bin ich der Ansicht, dass sie als solche noch gar nicht gesehen worden ist. Wenn man meine Zeichnungen neben diejenigen von Wyman (Nr. 94 Taf I Fig. 2—9) und Ecker (Nr. 41 Taf. XXIV Fig. VII) hält, so wird man finden, dass das Organ, welches sie als Zirbel bezeichnen, genau dort liegt, wo ich den Adergeflechtknoten sehe; und die Beschreibung und das mikroskopische Bild des von Wyman Zirbel genannten Organs lässt darüber gar keine Zweifel, dass es der von mir sogenannte Adergeflechtknoten ist. Denn er vergleicht seine Zirbel mit einer Maulbeere, lässt sie aus einem Gefässnetz bestehen und mit einem Flimmerepithel überzogen sein (a. a. O. S. 11, Taf. I Fig. 11. 12). Leydig endlich sagt über die Zirbel der Salamandra maculata und des Proteus (Nr. 81 S. 93), dass sie ein röthliches Körperchen sei, aus gewundenen, geschlossenen, mit Zellen ausgekleideten Schläuchen und einem dichten Gefässnetze bestehe; sodass auch in diesem Falle die Uebereinstimmung des beschriebenen Organs mit meinem Adergeflechtknoten unzweifelhaft ist und an die Identität mit dem von mir als Zirbel erkannten Gebilde schon wegen der Lage nicht gedacht werden kann. Denn innerhalb der Schädelhöhle und unmittelbar am Hirne liegt nur die zapfenförmige Wurzel des Zirbelstiels. Aber auch die letztere kann Leydig nicht gemeint haben, da er seine vermeintliche Zirbel blutroth nennt. Jene Zirbelwurzel ist nämlich im frischen Zustande so farblos durchsichtig, dass sie an einem blossgelegten frischen Gehirne von einem unbefangenen Auge nicht wohl entdeckt werden kann, während es den blutrothen Adergeflechtknoten schwerlich übersehen wird. Selbst nachdem ich die Lage der ersteren aus der Entwickelungsgeschichte genau kennen gelernt hatte, gelang es mir nur mit Hülfe des schneeweissen, von der grauen Unterlage des frischen Hirnes leuchtend hervortretenden Hirnsandes die Anwesenheit des gesuchten Organs zu konstatiren und es dann herauszupräpariren. Andere Anatomen haben die „Zirbel“ der Batrachier weniger genau beschrieben, liefern aber nichtsdestoweniger in den kürzesten Beschreibungen den Beweis, dass sie nichts Anderes vor Augen hatten als ihre Vorgänger (vgl. Rathke Nr. 47 S. 100, Stieda Nr. 95 S. 310, Gegenbaur Nr. 89 S. 730). Ebenso aber wie es feststeht, dass das von mir als

Zirbel aufgefasste Organ auch in seinem dem Hirne angeschlossenen Wurzeltheile unbekannt war, scheint mir auch meine Deutung und Bezeichnung desselben gerechtfertigt, und der Name Zirbel bisher nur aus Unkenntniss einem Gebilde beigelegt zu sein, welches darauf nicht den geringsten Anspruch machen konnte. Die Entstehung aus dem Gehirne, die Zusammensetzung aus Hirnmasse, die Anwesenheit des Hirnsandes, endlich die Befestigung an der Hirndecke zwischen der hinteren Kommissur und dem Mittelhirne sind ebenso sichere Indicien für eine Zirbel, als die Entstehung und Zusammensetzung vorherrschend aus Blutgefässen, der äussere epithelartige, von der Hirndecke stammende Ueberzug, der Mangel eines unmittelbaren Zusammenhanges mit dem Gehirne, dagegen der sehr feste Verband mit den Hirnhüllen und die Lage in der Hirnlücke den Merkmalen einer Zirbel, wie sie zuerst an höheren Wirbelthieren festgestellt wurden, widersprechen, dagegen zum Wesen der Adergeflechte gehören. Wie sehr die Zirbel der Batrachier bisher verkannt wurde, geht am deutlichsten daraus hervor, dass der einzige Beobachter, welcher ihren ausserhalb der Schädelhöhle befindlichen, der Oberhaut anhaftenden Endknopf an erwachsenen Fröschen sah, nämlich Stieda, denselben als „Stirndrüse" beschrieb (Nr. 96). — Die Angaben über die Zirbel der Fische und Reptilien, welche ich bei Wyman zusammengestellt finde (Nr. 94 S. 11, vgl. auch Leydig Nr. 81 S. 6. 94), lassen vermuthen, dass bei jenen Thieren eine ähnliche Verwechselung wie bei den Batrachiern stattgefunden habe. Und wenn diese Vermuthung sich bestätigen sollte, so würden die nach den bisherigen Ansichten bestandenen grossen Unterschiede der Zirbel in den verschiedenen Wirbelthieren einer grösseren Uebereinstimmung Platz machen, sodass man dieselbe nicht mehr bald als nervöses Organ bald als Blutgefässdrüse (Leydig a. a. O. und Nr. 91 S. 177) aufzufassen brauchte. Allerdings muss es aber noch einer erneuerten Untersuchung anheimgestellt bleiben zu entscheiden, ob die Zirbel der Amnioten und Fische dem ganzen Organ der Batrachier oder nur seiner in der Schädelhöhle eingeschlossenen Wurzel entspreche. Vereinzelte Beobachtungen an Embryonen der Vögel und Selachier lassen mir das erstere wahrscheinlich erscheinen.

Sowie bei der Entwickelung der Zirbel der Batrachier ihre frühe Lageveränderung die Veranlassung war, dass sie im erwachsenen Thiere gar nicht wiedererkannt wurde, so hat eine ähnliche frühzeitige Veränderung der topographischen Verhältnisse den Hirnanhang von einer ganz anderen Embryonalanlage, sogar von einem andern Keimblatte als es thatsächlich der Fall ist,

ableiten lassen. Bekanntlich bestanden ehedem zwei verschiedene Ansichten über die Entwickelung des Hirnanhangs, nämlich diejenige REICHERT's, welcher das Organ aus der Spitze der Wirbelsaite ableitete (a. a. O.), und die andere von RATHKE, nach welchem der Hirnanhang der höheren Wirbelthiere aus einer Ausstülpung oder Falte der Mundschleimhaut entstände (Nr. 19 S. 482—485, Nr. 47 S. 100). Nachdem ich nun selbst den Hirnanhang der Batrachier als aus einem Fortsatze der Oberhaut hervorgegangen beschrieben habe, scheint die Abweichung von der RATHKE'schen Beobachtung allerdings nicht unerheblich. Der Unterschied bezieht sich aber nicht auf die Sache, sondern auf die Deutung des Gesehenen. Ich finde das Bild, welches RATHKE aus Embryonen höherer Wirbelthiere beschreibt, an denselben genau so wieder; während jedoch RATHKE es einfach auf einen Entwickelungsvorgang der Mundhöhlenschleimhaut bezieht, habe ich mich durch die Untersuchung jüngerer Embryonen überzeugt, dass der hohle Fortsatz unmittelbar vor der die Mundhöhle anfangs abschliessenden Scheidewand aus der Oberhaut ganz in derselben Weise sich entwickelt, wie ich es an den Batrachierlarven beschrieben habe (*Taf. VIII Fig. 153*). Erst später, nachdem jene Scheidewand geschwunden und durch ein stärkeres Vorwachsen des Hirns und der primitiven Schädelbasis die Decke der Mundhöhle nach vorn erweitert, der Ausgangspunkt jener Ausstülpung also verhältnissmässig nach hinten gerückt ist, kann dieses Bild die Ansicht hervorrufen, als sei die besprochene Neubildung das Erzeugniss der ursprünglichen Mundhöhlenschleimhaut, d. h. nach unsern jetzigen Begriffen des Darmblattes (*Taf. VIII Fig. 154*). Der Umstand, dass die Untersuchung der Entwickelung des Hirnanhangs der Amnioten auf zu weit vorgeschrittenen Bildungsstufen anfing, war die Veranlassung, dass auch neuerdings der Irrthum RATHKE's durch W. MÜLLER wiederholt wurde (Nr. 74 S. 374 und flg.). Auch die Bilder, welche W. MÜLLER an Haiembryonen antraf (*Taf. IX Fig. 5*), kann ich vollkommen bestätigen, indem ich die Tasche des Hirnanhangs sogar noch weit offen sehe. Ich brauche jedoch nicht zu erörtern, dass diese Beobachtung an sich nicht mehr für den Ursprung des Hirnanhangs aus dem Darmblatte spricht, als die ähnlichen, bisher mit Unrecht in demselben Sinne gedeuteten Erscheinungen bei den Amnioten. Ich finde sogar bei den Haien die Auskleidung jener Tasche mit der Oberhaut völlig übereinstimmend, von dem auffallend dünneren Darmblatte dagegen merklich unterschieden; dazu kommt, dass an meinen Embryonen die Oeffnung der Tasche unmittelbar hinter den eben hervorwachsenden medialen Gesichtsfortsätzen (Stirnfortsatz aut.) liegt, sodass die Annahme von

der Abstammung der ganzen Anlage vom oberen Keimblatte dadurch wesentlich unterstützt wird. Wenn ich aber für die genannten Thiere W. Müller gerade so wie Rathke nur in der Deutung seiner sonst richtigen Beobachtungen angreife, so muss ich dagegen alle Thatsachen, die er uns über die Entwickelung des Hirnanhanges der Batrachier mittheilt (Nr. 74 S. 367 und flg., Taf. XII Fig. 1. 2), für durchaus falsche erklären. Es entsteht dieser Hirnanhang weder aus dem Darmblatte, noch überhaupt hinter dem Hirnanhange, noch auch zu der späten Zeit, wie sie durch W. Müller's Abbildungen gekennzeichnet ist, nämlich nach der Eröffnung der Mundhöhle oder im Beginne der zweiten Larvenperiode; die von W. Müller abgebildete Darmblatttasche endlich existirt überhaupt nicht. Vielmehr ist der Hirnanhang zu einer Zeit, wann W. Müller die ersten Anfänge seiner Entwickelung noch nicht glaubt erkennen zu können, bereits in der von mir geschilderten Weise von der Oberhaut her entwickelt und in einer selbstständigen Anlage vorhanden. — Vom Hirnanhange der Knochenfische glaube ich die taschenförmige Anlage, wenn auch nicht mit voller Sicherheit, dicht über der vorderen Mundöffnung erkannt zu haben; auf einer folgenden Stufe sehe ich ihn ganz deutlich in Gestalt einer Scheibe unter der Sehnervenplatte und mit seinem Vorderende dicht hinter dem angenommenen Ausgangspunkte liegen, sodass die Uebereinstimmung der Fische mit den übrigen Wirbelthieren hinsichtlich des Ursprungs ihres Hirnanhangs sehr wahrscheinlich ist.

Da die Entwickelung des Hirnanhangs vom medianen Schlussstücke der Sinnesplatte, also einer sehr wichtigen Embryonalanlage ausgeht, von dem ganzen Fortsatze aber die vordere Hälfte, nämlich der obliterirende Kanal* vollständig verkümmert und schwindet, so liegt es nahe, in diesem ganzen Vorgange einen Rückbildungsprocess zu vermuthen. Da ferner bei den Batrachiern die beiden Anlagen der Geruchsorgane median- und abwärts mit der trichterförmigen Anlage des Hirnanhanges zusammenhängen (vgl. den nächsten Abschnitt), so kann man sich zur Hypothese veranlasst fühlen, dass die vollkräftige Entwickelung der Hypophysisanlage unter Einbeziehung der beiden Geruchsplatten den unpaaren Nasenrachengang der Cyklostomen bilde, welcher ja nachweislich als ein von vorn ausgehender Blindsack erst nachträglich, d. h. gerade so wie die Nasengruben der Batrachier in die Mundhöhle durchbricht.

* Als solchen kann man auch den Stiel der Hypophysisanlage der Batrachier ansehen, da er doch einen trichterförmigen Anfang hat.

Die Anwesenheit eines Hirnanhangs bei den Cyklostomen (W. Müller Nr. 74 S. 392 u. flg.) wäre kein Grund gegen jene Annahme, denn derselbe entsteht eben nicht aus der ganzen Anlage, sondern nur aus deren Endabschnitte; und was die verschiedene Lage der äusseren Oeffnung des unpaaren Nasenrachenganges und der Hypophysisanlage betrifft, so erinnere ich an die Unterschiede der Naseneingänge bei den amphirrhinen Selachiern und Delphinen. Daher glaube ich, dass wenn man zunächst die Batrachier zum Ausgangspunkte wählt (vgl. Taf. II Fig. 34—38, Taf. III Fig. 45—49, Taf. XV Fig. 282—284, Taf. XVI Fig. 292. 293. 298), die Hypothese von einer Homologie ihrer dreitheiligen vorderen Sinnesplatte (Anlage des Hirnanhangs und der Geruchsplatten) mit dem unpaaren Nasenrachengange nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen wäre.

VI. Die drei höheren Sinnesorgane.

Historische Uebersicht der bisherigen Untersuchungen.

Dass Rusconi die Geruchsorgane aus dem Hirn hervorwachsen liess, ist schon mehrfach erwähnt worden. — Aus den beiden Aussprüchen v. Baer's „dass der sogenannte Riechnerv oder die innere Region des Riechorgangs anfangs ebenso, ja noch mehr blasig ist, als der Augapfel" (Nr. 8 II S. 287), und dass die Nase äusserlich nur als Grube erscheine (Nr. 98 S. 300 – 301), scheint hervorzugehen, dass v. Baer sich das Geruchsorgan aus zwei Ausstülpungen entstanden dachte, von einer inneren vom Hirn und einer äusseren von der Oberhaut ausgehenden. Jedenfalls seien alle drei Sinnesnerven Erzeugnisse des Hirnes (Nr. 8 II S. 287).

Während alsdann noch Reichert die Absonderung der drei ganzen Sinnesorgane vom Hirn lehrte (Nr. 22 S. 18), stellte Remak auch für die Batrachier fest, dass nicht nur das Geruchsorgan, sondern auch das Gehörorgan aus dem peripherischen Theile des oberen Keimblattes hervorgehe, wozu er als wahrscheinlich aussprach, dass die betreffenden Sinnesnerven aus dem mittleren Keimblatte sich entwickeln (Nr. 40 S. 148). „Die Anlage des Auges besteht zunächst nur aus der sehr dickwandigen Augenblase, einem Seitenauswuchse des Vorderhirns." „Alsbald beginnt die von dem peripherischen Theile des äusseren Keimblattes ausgehende Bildung der Linse. Allein es sind nicht beide Zellenschichten dieses Blattes hierbei betheiligt, sondern blos die innere weisse Zellenschicht. Sie bildet, bedeckt von der grauen Zellenschicht, einen weissen blasigen Auswuchs (die Anlage der Linse), welcher von einer entsprechenden Vertiefung in der convexen äusseren Fläche der Augenblase aufgenommen wird, d. h. die letztere wandelt sich gleichzeitig in einen doppelwandigen Napf, die secundäre Augenblase um" (S. 150). Die Anlage der Riechhöhlen „besteht aus

zwei hohlen, blind endigenden, zapfenförmigen Auswüchsen des oberen Keimblattes, welche an der Basis des Vorderhirns in die Sinnesplatte eindringen. An dieser Einstülpung betheiligen sich beide Zellenschichten: es machen sich daher die äusseren Eingänge in die Riechhöhlen sofort als Grübchen oder Löcher kenntlich. Zieht man die Zapfen aus den Sinnesplatten heraus, so unterscheidet man an ihnen einen engen Kanal und eine ziemlich dicke Wand, weshalb auch die nach dem Herausziehen der Zapfen zurückbleibenden Gruben theils umfangreicher sind, als der enge Eingang erwarten lässt" (S. 151). Die Labyrinthblase soll sich aus der tiefen Schicht des äusseren Keimblattes gerade so wie die Linse des Auges bilden (S. 152).

Babuchin hat einige der wichtigsten Nachweise über die histiologische Entwickelung der sekundären, eingestülpten Augenblase und der blasenförmigen Linsenanlage geliefert. Die innere Schicht der Augenblase wird zur ganzen Netzhaut; sie besteht anfangs aus spindelförmigen Körpern, welche sich zu allen zelligen Elementen umwandeln und die Zwischensubstanz erzeugen. Diese tritt auf der freien Oberfläche hervor (Nr. 53 S. 72). „Aus den Zellen, welche die äusserste Lage der primären Retina bilden und aus denen sich die äussere Körnerschicht bildet, gehen auch die Stäbchen der Zapfen hervor" indem die Zellen birnförmig nach aussen auswachsen, und diese schmäleren Fortsätze theils zu den Zapfen, theils zu den längeren, cylindrischen Stäbchen sich umbilden. Indessen gehen die Zellenkörper in Körner über, welche also mit den Stäbchen und den Zapfen ein „unzertrennliches Ganzes" bilden (S. 77. 78. 86). Die an der Oberfläche hervorgetretene Zwischen- oder Bindesubstanz wird von den Stäbchen überragt, so dass die Grenze wie eine sie durchschneidende Linie aussieht (S. 80). Die äussere Wand der Augenblase bildet nicht die bindegewebigen Theile der Aderhaut, sondern nur das Pigmentepithel, sodass also dieses genetisch zur Netzhaut gehört (Pigmentum retinae, vgl. S. 84. 86). An der Linsenblase wachsen die Zellen der medialen Wand am schnellsten, sodass letztere, endlich nach innen vorwachsend, die Höhle ausfüllt und die dünne Aussenwand der Blase berührt. Jene wird daher zur eigentlichen Linse, die dünne Aussenwand zum Epithel, welches am Rande in die Linsenfasern übergeht und daher nie die Hinterwand der Linse überzieht (S. 85. 87).

Schenk bestätigt Remak's Angaben in Betreff der Gehörorgane (Nr. 56), Barkau für das Auge (Nr. 57 S. 71 — 73). Die Zellen, welche zwischen Linse und Netzhaut dringen, seien aus der Stricker'schen Schlundschiene, also dem mittleren Keimblatte, abzuleiten.

Hensen nimmt an, dass die Stäbchensubstanz der Hauptmasse nach vom Pigmentepithel und nicht von der nervösen Netzhaut gebildet werde. Nachdem das Pigment in den Zellen des äusseren, epithelialen Blattes der Augenblase sich abgelagert, entwickeln sich bei niederen Wirbelthieren „innerhalb dieses Pigments die Stäbchen; beim Frosche ist es durchaus nicht möglich zwischen den Pigmentkörnchen, welche wie eine Scheide dem Stab anliegen und diesem selbst eine trennende Masse aufzufinden" (Nr. 98 S. 421).

Nach v. Bambecke seien die Anlagen der Augenblasen anfangs solid (Nr. 63 S. 37); hohl geworden erscheinen sie früher von aussen eingedrückt, als die Linse auftrete, an deren Bildung das mittlere Keimblatt Antheil nehme (S. 38). Auch das Labyrinthbläschen gehe aus einer soliden Verdickung des Nervenblattes hervor, deren Zellen sich allmählich senkrecht zur Oberfläche strecken, worauf die ganze verdickte Scheibe sich nach innen vorwölbe und endlich eine Blase bilde (S. 39. 40). Aehnlich entstehe das Geruchsbläschen; aber die Verdickung des Nervenblattes werde nach ihrer Verwachsung mit dem Hirne zum Lobus olfactorius (S. 41) und das Epithel der Nase entwickele sich folglich nur aus der Umhüllungshaut (S. 43. 44). — Lieberkühn bietet in seinen kurzen Angaben über die Entwickelung des Batrachierauges nichts Bemerkenswerthes (Nr. 75 S. 64); Kessler's Arbeit habe ich nicht erhalten können.

In dem Abschnitt IV. habe ich es näher auseinandergesetzt, dass die besonderen Empfindungsapparate der drei höheren Sinnesorgane einmal unter sich und dann mit dem Hirne eine gemeinsame Anlage besitzen (Sinnes-, Hirn-, Axenplatte). Es wurde auch weiter ausgeführt, wie die von der Hirnplatte abgesonderte Sinnesplatte an dem vorderen Umfange und an den Seiten der vorderen und der hinteren Hälfte des Hirnes sich verschieden verhält, indem sie an der mittleren der bezeichneten Regionen mit demselben wiederum verschmilzt, um sich neuerdings als Augenblase aus ihm heraus zu entwickeln, davor und dahinter aber erst in der Form der fertigen Nasengruben und Labyrinthbläschen die Verbindung mit dem Centralnervenorgan aufsucht. Mit dieser Erinnerung an die ursprünglichen allgemeinen Verhältnisse der Anlagen der drei höheren Sinnesorgane wende ich mich zur einzelnen Beschreibung ihrer weiteren Entwickelung.

Das Auge.

Die ersten Anlagen der Augen, oder die primären Augenblasen entstehen durch Abschnürung der unteren seitlichen Ecken des Vorderhirns (*Taf. VI Fig. 106. 108, Taf. VII Fig. 123. 127*). Da die Breite des Hirns im Bereiche jener Ecken ursprünglich schon ebenso gross ist wie während der Entstehung der Augenblasen, so kann von einer Ausstülpung derselben aus dem Hirne nicht wohl die Rede sein. Dagegen dürfte der Ausdruck einer Abschnürung allein passend erscheinen, da die anfangs breite Basis jener runden Vorragung von oben, vorn und hinten sich zusammenzieht, oder genauer ausgedrückt, von der sich ausdehnenden Hirnwand gegen die Schlussseite des Hirns zusammengeschoben wird. In dem Masse als dieser Vorgang fortschreitet, verwandelt sich also jene Basis zu einem hohlen Stiele, der Anlage des Sehnerven, welcher am Rande der eigentlichen Schlussseite des Hirns oder der anatomischen Hirnbasis die Augenblase mit ihrem Mutterboden, dem Zwischenhirne, in Verbindung erhält (*Taf. XIII Fig. 224, Taf. XIV Fig. 247. 251*). Jene auf den Zellenverschiebungen beruhende Bewegung pflanzt sich natürlich auch in die Augenblase fort, deren durch die Abschnürung geschaffene, mediale Wand einen Theil ihrer Zellen in die laterale Wand vorrücken lässt und dadurch dünner, die letztere aber dicker wird. Im Beginne der Abschnürung der Augenblase wird diese schon etwas verdickte Aussenwand mit einer konvexen Oberfläche an die Oberhaut gedrückt, während sie nach innen die weite Höhle ziemlich eben begrenzt (*Taf. VII*). Sehr bald plattet sich aber ihre Aussenfläche nicht nur ab, sondern erscheint sogar in der Mitte, wo sie am dicksten ist, nach innen eingedrückt, sodass ihre vorgewölbte Innenfläche der ihr gegenüberstehenden medialen Wand der Augenblase beträchtlich genähert, die dazwischen gelegene Höhle in einen spaltartigen Raum verwandelt ist (*Taf. XIII, XIV*). Wenn es nun gewöhnlich heisst, die Augenblase werde von aussen so eingestülpt, dass sie die Form eines doppelwandigen Bechers annehme, so denkt man sich als bewegende Ursache einen auf die Aussenwand der Augenblase wirkenden Druck von Seiten der aus der Oberhaut sich entwickelnden Linse (vgl. Kölliker Nr. 48 S. 275, Lieberkühn Nr. 75 S. 5). Die Thatsachen gestatten aber eine solche Anschauung nicht, denn jene Einstülpung beginnt viel früher als die bezeichnete Neubildung erscheint, deren Druck die erstere hervorbringen sollte. Dagegen lässt sie sich unter Voraussetzung der schon angeführten Zellenbewegung in derselben Weise erklären, wie der Vorgang bei der

Bildung der Gastrula, wo die primäre Keimblase von unten eingestülpt wird. So wie dort die vom oberen Eipole abwärts vorrückenden Zellen die bewegende Kraft darstellen, welche die Masse des Randwulstes nach innen und aufwärts als der Richtung des geringsten Widerstandes verschiebt, so müssen die in der medialen Wand der Augenblase centrifugal sich bewegenden Zellen vom Rande aus eine radiär konvergirende Stosswirkung gegen die Aussenwand ausüben, worauf die Masse derselben nothwendig gegen die Höhle der Augenblase ausweichen muss, da der Widerstand in dieser Richtung natürlich viel geringer ist als gegen die dicht anliegende Oberhaut hin. Diese Vorstellung von den Ursachen der Einstülpung der Augenblase wird wesentlich unterstützt durch gewisse Einzelheiten des ganzen Vorganges. Indem jene Einstülpung fortdauert und gerade so wie bei der Bildung der Gastrula (vgl. Nr. 111 Taf. I Fig. 11—16) aus der Form einer flachen Schale in diejenige eines Napfes mit verengter Oeffnung (sekundäre Augenblase) übergeht, wird bekanntlich nicht der ganze Einstülpungsrand gleichmässig zusammengezogen, sondern sein unterster Abschnitt bleibt darin vollständig zurück, sodass dort von der Sehnervenwurzel an ein stetig zunehmender Ausschnitt der zweischichtigen Blasenwand entsteht (*Taf. VIII Fig. 159. 160, Taf. XV Fig. 269, Taf. XVI Fig. 294, Taf. XVII Fig. 304*). Diese Bildung lässt sich auf den Druck der regelmässig gebildeten Linse nicht zurückführen; daher hat man die von unten zwischen die Linse und den Augenblasengrund eindringende Glaskörperanlage für die von aussen wirkende Ursache erklärt, welche die Ausbildung des Einstülpungsrandes hemmte (Nr. 48 S. 280). Diese Annahme ist jedoch wenigstens für die Batrachier unzulässig; denn jene Anlage des Glaskörpers, welche sich allerdings in jenem Ausschnitte befindet, und von dort in den Innenraum der soliden Augenblase vorrückt, besteht nicht aus festen Massen des mittleren Keimblattes, sondern aus einer namentlich anfangs ganz lockeren Anhäufung von Dotterbildungszellen, welcher wohl niemand, der die betreffenden Präparate ansieht, die Kraft eines wirksamen Widerstandes gegen die Ausdehnung des Augenblasenrandes zutrauen kann; abgesehen davon, dass diese Ansammlung der aus den embryonalen Blutbahnen herrührenden, unverkennbaren Dotterbildungszellen* nicht schon vorher dort bestand, sondern offenbar erst durch die Bildung der Augenblasenspalte veranlasst wird (*Taf. VIII*). Nach der von mir vorgeschlagenen Erklärung der Entwickelung der Augenblase erhellt es

* Es muss hierbei auf den Abschnitt VIII. verwiesen werden.

aber aus dem geringeren Grade einer Einschnürung an der unteren Seite des Augenblasenstiels, dass die sie offenbar verursachenden Zellenbewegungen dort unverhältnissmässig schwächer sind, als im übrigen Umfange der ursprünglichen Basis der Augenblase, daher aber auch ihr Erfolg oder die Bildung des Einstülpungsrandes an derselben Stelle sehr gering sein muss. Daraus erklärt sich auch, warum die ganze eingestülpte Augenanlage, worauf bisher kein Gewicht gelegt wurde, mit ihren oberen Theilen viel weiter nach aussen vorragt, als mit den tieferen (*Taf. VIII*). So erscheinen sowohl die Abschnürung der Augenanlage vom Hirn oder die Bildung der Augenblase wie die Umwandlung derselben in die Becherform mit dem unteren Ausschnitte als die innig zusammenhängenden Folgen eines einzigen, höchst einfachen aber eigenthümlich beschränkten Vorganges innerhalb der bezüglichen Anlagen selbst, nämlich einer bestimmt gerichteten Zellenbewegung, wie eine solche in grösserem oder geringerem Masse in der ganzen Nervenröhre, ja in allen sich ausdehnenden embryonalen Anlagen als nothwendige Wirkung der fortdauernden Theilung der Embryonalzellen besteht.

Die Bedeutung der einzelnen Theile der eingestülpten und blasenförmig zusammengekrümmten Augenanlage, welche in Folge dessen die Bezeichnung einer sekundären Augenblase verdient, ist schon von mehreren Seiten festgestellt worden. Ihr dickes inneres Blatt, die frühere Aussenwand der primären Augenblase, ist die Anlage der eigentlichen Netzhaut, die äussere dünne Schicht verwandelt sich in das Pigmentepithel, sodass diese beiden Gewebe, wie Babuchin nachwies, ein genetisches Ganze bilden. — Ueber die histiologische Umbildung der Netzhaut habe ich nur Weniges zu bemerken, was sich zudem wesentlich auf eine Bestätigung der Babuchin'schen Beobachtungen beschränkt. Die Embryonalzellen der Netzhaut verlieren sehr bald, noch bevor die Dotterkörner ganz verschwunden, ihre bestimmten Grenzen* und ihr enges Gefüge, indem um die stets deutlichen Kerne hellere Zellenleiber sich anlegen, welche an den Stellen der früheren Zellengrenzen in eine trübere Zwischensubstanz übergehen. Ich nehme daher an, dass in der Netzhaut ebenso wie im Centralnervensystem nicht die intakten Embryonalzellen, wenigstens nicht alle, in die zelligen Elemente des fertigen Organs sich verwandeln, sondern unter theilweiser Verschmelzung bloss aus den centralen, die Kerne unmittelbar umgebenden Massen neue Zellen hervorgehen lassen, die peripherischen Theile aber

* Dieselben sind in den Abbildungen Fig. 158—160 (Taf. VIII) zu scharf gerathen, in Fig. 161 ist das Verhältniss, freilich aus einem älteren Auge, richtig wiedergegeben.

zur Bildung einer bindegewebigen Zwischensubstanz hergeben. Die letztere für ein Ausscheidungsprodukt der Embryonalzellen zu erklären erscheint mir bedenklich; einmal wäre die specifische Funktion mit der unentwickelten Zelle nicht leicht zu vereinen, dann aber finde ich im ganzen übrigen Embryonalkörper, wie die folgenden Abschnitte lehren werden, sehr viele Belege für die eben erwähnte Umbildung der Embryonalzellen, nirgends aber Anhaltspunkte dafür, dass bindegewebige Theile aus einem Ausscheidungsprodukte sich bildeten. — Hinsichtlich der Entwickelung der Stäbchen und Zapfen muss ich Babuchin im allgemeinen bestätigen; nur sehe ich ihre Anlagen bei meinem Thiere nicht als verschmälerte Fortsätze runder, sondern als blasige Enden länglicher Zellen, welche aus kleinen Umbildungskugeln entstehen, deren Zunahme endlich das ganze Zellenende ausfüllt (*Taf. VIII Fig. 159*). Die grosse Verbreitung dieser Umbildungskugeln auch in den tiefer gelegenen Zellen ist aus der Fig. 162 (*Taf. VIII*) ersichtlich. Die blasigen Zellenenden treten aus der Oberfläche der Netzhaut gegen die anliegende Pigmentschicht hervor und erhalten dann von dieser Kappen, welche Hensen bewogen die Stäbchen und Zapfen von dem Pigmentepithel abzuleiten.* Die zwischen dem letzteren und der Netzhaut ausgespannten Brücken und die freien Zwischenräume zwischen beiden Theilen erkläre ich mir ebenso wie die ähnlichen Vorgänge an der Oberfläche des Centralnervensystems, als Folgen einer ungleichen Zusammenziehung bei der Erhärtung der Objekte. Der kurze Augenblasenstiel zeigt anfangs dieselbe Textur, wie die Netzhaut und andererseits die Hirnsubstanz, welche beiden Theile er verbindet. Denn die Bedeutung des Augenblasenspaltes erschöpft sich nicht damit, dass die Anlage des Glaskörpers in den Innenraum der Blase gelangt, sondern scheint mir gerade darin zu gipfeln, dass der Sehnerv dadurch von Anfang an einen kontinuirlichen Uebergang in die Netzhaut erhält (*Taf. VIII*, *Taf. XVII Fig. 315*).

Der Druck, den die konvexe Aussenwand der primären Augenblase auf die Oberhaut ausübt, indem sie dieselbe eine Zeit lang vorwölbt, scheint zwischen beiden eine gewisse Verbindung herzustellen. Denn sobald die betreffende Fläche der Augenblase einzusinken anfängt, folgt ihr das noch unverändert anliegende Stück der Oberhaut und wird gleichfalls etwas eingedrückt; dass dabei jedenfalls die mächtige Wand der Augenblase das mechanische Moment setzt und nicht die dünne Oberhaut, dürfte auf den ersten Blick unzweifelhaft

*) Wie ich nachträglich finde, scheint Hensen diese Ansicht wieder aufgegeben zu haben (vgl. M. Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie 1868. S. 349).

erscheinen (*Taf. VII, XIII, XIV*). Die erste Einsenkung der Oberhaut mag aber die Ursache für eine an jener Stelle alsbald auftretende Wucherung derselben bilden. Je mehr die Einsenkung der Augenblase sich vertieft, desto mehr wird das entsprechende Hautstück in dieselbe hineingezogen; da aber nach einiger Zeit seine tiefere Schicht, die Grundschicht des Keimblattes, der Einsenkung entsprechend sich verdickt, so füllt alsdann diese scheibenförmige Verdickung, eben die Anlage der Linse, allein jene Einsenkung aus, während die äussere Deckschicht, welche anfangs gleichfalls etwas eingezogen war, nunmehr glatt über die Augenblase hinzieht (*Taf. VIII Fig. 158*). Weiterhin bläht sich der ganze den Embryo umhüllende Hautsack auf; dadurch entfernt sich auch die Oberhaut von der Augenblase, und indem die solide Anlage der Linse in der letzteren zurückgehalten wird, zieht sich zwischen ihr und ihrem Mutterboden, der tieferen Hautschicht, ein kurzer, gleichfalls solider Stiel als Zeichen der eingeleiteten Trennung aus (*Taf. VIII Fig. 159, Taf. XIV Fig. 257, Taf. XV Fig. 269*). Sobald im weiteren Verlaufe der Entwickelung diese Abschnürung vollendet ist, erscheint die Linse als ein runder, seitlich abgeplatteter Körper, welcher vom Rande der sekundären Augenblase eingefasst und gehalten, nicht nur den Zugang zu ihrer Höhle nach aussen verschliesst, sondern dieselbe noch zum grössten Theile ausfüllt. Ich nannte die Linse solid, und während ihrer Ablösung verdient sie noch diese Bezeichnung, obgleich die in ihrem Centrum befindlichen Zellen ihren gegenseitigen Verband etwas gelockert haben, sodass, wenn man den früheren Zustand nicht kennt, man von einer kleinen mit Zellen vollgepfropften Höhle der Linse reden könnte. Die Beobachtung verlangt aber den Ausdruck, dass durch eine Lockerung und nachträgliche Auflösung jener centralen, der äusseren Oberfläche zunächst gelegenen Zellen die Höhle erst entstehe (*Taf. VIII Fig. 159, Taf. XV Fig. 269*). Einige Zeit nach der völligen Ablösung von der Oberhaut beginnt die mediale Wand der hohlen Linsenanlage sich vorherrschend in der Mitte zu verdicken und auf diese Weise gegen die innere Höhle vorragend, dieselbe mehr und mehr zu verdrängen; während die laterale Wand in demselben Masse in eine dünne Schale ausgezogen wird, welche über die Aussenfläche der kugeligen Innenwand gestülpt, sich ihr im sagittalen Umfange anschliesst (*Taf. VIII Fig. 161*). Die Umbildung dieser beiden verschiedenen Theile der Linsenanlage zur eigentlichen Linsensubstanz (Innenwand) und zum vorderen Epithel (Aussenwand) ist leicht zu konstatiren; dann ist es aber auch klar, dass jenes Epithel nicht zur Kapsel, sondern zur eigentlichen Linsensubstanz gehört, gerade so wie das Pigment-

epithel der Netzhaut zu dieser und nicht zur Aderhaut. Die Linsenzellen sehe ich an meinem Thiere sehr bald koncentrisch geschichtet.

Es wird aus der bisherigen Beschreibung und den Abbildungen erhellen, dass die in den Rand der sekundären Augenblase eingefügte Linse den Innenraum derselben nicht vollständig abschliesst, indem der untere Ausschnitt des Blasenrandes einen Zugang offen hält. Auf diesem Wege gelangt die Anlage des Glaskörpers in jenen Raum, welcher übrigens nach der Ablösung der Linse ringförmig erscheint, da der flache Grund der schalenförmigen Netzhaut die Innenwand der Linse berührt (*Taf. VIII Fig. 159—161, Taf. XV Fig. 269, Taf. XVI Fig. 294. 299*). Jene ersten Grundlagen des Glaskörpers bestehen aus interstitiellem Bildungsgewebe, d. h. einem zarten Zellennetzwerke, dessen weite Räume eine wasserklare Zwischenzellenflüssigkeit und die leicht kenntlichen, kreisrunden embryonalen Blut- oder Dotterbildungszellen einschliessen. Wenn man die verhältnissmässig grosse Anzahl dieser dort angesammelten Zellen berücksichtigt, so wird die Auffassung nahe gelegt, das ganze Gewebe auf deren Einwanderung und Umbildung zurückzuführen, während sie sonst überall nur die vom mittleren Keimblatte her von Anfang an vorhandenen Grundlagen des allgemeinen Bildungsgewebes ergänzen. Ueber die Schliessung des Ausschnittes zu einer Spalte habe ich nichts Besonderes zu bemerken.

In dem beschriebenen Zustande liegt das embryonale Auge in das umgebende Bildungsgewebe eingesenkt und durch solches selbst von der Oberhaut getrennt. Während der Larvenmetamorphose, wann jenes Gewebe aus der lockeren Verbindung mit den eingehüllten Theilen in eine engere übergeht, liefert es die übrigen accessorischen, bindegewebigen Theile des Auges und die Knorpelschicht der Sclerotica, während die anliegende Oberhaut scheinbar nur in das Epithel der Bindehaut und der Hornhaut sich verwandelt.

Das Ohr.

Das Labyrinthbläschen geht, wie Remak richtig erkannt hat, nur aus der Grundschicht des oberen Keimblattes, also aus der Sinnesplatte im engeren Sinne hervor. Dieselbe zieht sich in der hinteren Kopfhälfte zu beiden Seiten des Hirns stetig zusammen, sodass die Zellen cylindrisch umgebildet werden; indem die dadurch gebildete verdickte Platte noch weiteren Zuwachs erhält, wird sie an der Grenze des zweiten und dritten Segments nach innen vorgetrieben und bildet eine Tasche, deren Boden rückwärts gerichtet ist (*Taf.*

VI Fig. 105, Taf. VII Fig. 121. 132. 133). Bald schnürt sich dieselbe von der Oberhaut vollends ab und bläht sich zu einem rundlichen Bläschen, eben der Anlage des Labyrinthes, auf (*Taf. XIII Fig. 225. 234, Taf. XIV Fig. 246. 260, Taf. XV Fig. 273, Taf. XVI Fig. 288—290*). Die Wand dieses Labyrinthbläschens besteht aus den vollständigen Embryonalzellen, in denen die Dottertäfelchen allmählich einer homogenen Masse Platz machen, deren gesonderte Zellenleiber aber, so weit ich es verfolgen konnte, erhalten bleiben. Nachdem ich noch festgestellt, dass auch die Zellenauskleidungen der halbcirkelförmigen Kanäle durch Faltung der epithelartigen Zellenanlage des Labyrinthbläschens entstehen, gab ich die weitere Untersuchung auf (*Taf. XVI Fig. 295. 302*). Noch verdient bemerkt zu werden, dass der Hörnerv weder aus dem Gehirne, noch aus dem Labyrinthbläschen, etwa bei einer unmittelbaren Berührung beider, entsteht; eine solche Berührung tritt niemals ein, vielmehr liegen stets verschiedene Theile des mittleren Keimblattes dazwischen. Aus einem derselben, nämlich der Nervenanlage des zweiten äusseren Kopfsegments entwickelt sich der Hörnerv und setzt sich nach beiden Seiten mit dem Centralnervensystem und dem Gehörorgan in Verbindung (*Taf. XV Fig. 273, Taf. XVII Fig. 304. 314. 315*). Einen äusseren Hülfsapparat erhält das Gehörorgan der Unke bekanntlich nicht.

Das Geruchsorgan.

Die Anfänge des Geruchsorgans bestehen wie beim Gehörorgan aus einer durch Zellenzusammenziehung entstandenen Verdickung der Sinnesplatte. Dieselbe füllt zuerst jederseits die Einsenkung zwischen dem unteren Theile der primären Augenblase und dem nach vorn auswachsenden Vorderhirne aus (*Taf. VII Fig. 123*). Später treten Theile des mittleren Keimblattes zwischen Hirn, Auge und Geruchsorgan, doch bleibt die Lage desselben seitlich vom Vorderende des Vorderhirns und im Niveau seiner Grundfläche ziemlich unverändert, wobei die ganze Platte schräg von vorn und oben nach hinten und aussen gerichtet ist und eine schwache Einsenkung ihrer Mitte zeigt (*Taf. XIII Fig. 223, Taf. XIV Fig. 248. 251, Taf. XVI Fig. 288—291*). Noch ist die unveränderte Deckschicht von der verdickten aus cylindrischen Zellen zusammengesetzten Grundschicht deutlich geschieden; bald jedoch verschmelzen sie zu einer einzigen Zellenmasse, sodass also das ganze Keimblatt in die Grundlage des Geruchsorgans eingeht. Die Vorstellung, dass jene leichte Einsenkung der

Geruchsplatte sich einfach zur Nasengrube vertiefe, ist aber falsch. Es lässt sich nämlich beim Vergleiche verschiedener Entwickelungsstufen leicht erkennen, dass die sich allseitig ausdehnende Oberhaut des Kopfes am hinteren Rande der dicken Geruchsplatte von dieser aufgehalten wird und nach aussen von ihr eine nach vorn schauende Falte schlägt, welche weiter vorwachsend die Aussenwand der dadurch entstandenen Nasengrube bildet und die Geruchsplatte nur als mediale Wand derselben zurücklässt (*Taf. XV Fig. 266—268, Taf. XVII Fig. 305. 314—316*). Der Grund der Nasengrube wird durch den Uebergang beider Wände, also der eigentlichen Geruchsplatte und der seitlichen Nasenplatte bezeichnet. Diese Faltenbildung der Oberhaut beginnt wie gesagt am hinteren Rande der Geruchsplatte; weil dieser aber schräg aufwärts zieht, so bildet die seitliche Nasenplatte alsbald auch das Dach der Nasengrube. Nicht ebenso schnell zieht sich deren Boden aus. Unten läuft nämlich die eben angelegte Nasengrube in eine Furche aus; da zugleich zwischen beiden Nasengruben ein Dach der Mundbucht hervorwächst, unter welchem das mediale Schlussstück der Sinnesplatte, also eine Fortsetzung beider Geruchsplatten sich trichterförmig zur Anlage des Hirnanhangs einzieht, so laufen die furchenförmigen unteren Enden beider Nasengruben unter jenem Dache zusammen (*Taf. III Fig. 45—49*). Bald darauf ergänzt sich aber der Rand der seitlichen Nasenplatte auch unten und verbindet sich mit dem Dache der Mundbucht, sodass alsdann die Nasengrube von der letzteren geschieden einen vollständigen Blindsack darstellt. Ihr oberer Theil bleibt weit und enthält beständig eine offene Höhle; der abwärts gerichtete Grund verengt sich spaltförmig und stösst, indem die innere Mundhöhle sich nach vorn erweitert, dicht hinter der queren Mundscheidewand an das Darmblatt, um mit ihm zu verschmelzen (*Taf. XVIII Fig. 320—322*). Darauf erst bricht an dieser Stelle eine hintere Oeffnung der Nasengrube in die Mundhöhle durch. — Einzelnheiten über die Ausbildung der Nasengrube werde ich im Abschnitt IX, welcher den Kopf speciell behandelt, anführen; hier lasse ich nur noch einige histiologische Beobachtungen folgen. In beiden Haupttheilen der Nasengrube, der medialen Geruchs- wie der lateralen Nasenplatte, erhalten sich die ursprünglichen Unterschiede. Jene bleibt dick und mehrfach geschichtet, ihre Zellen werden länglich und wie in Fortsätze ausgezogen; aber noch in metamorphosirten Thieren enthalten sie meist runde Kerne. In der Seitenwand der Nasengrube bilden die abgeplatteten früheren Oberhautzellen nur eine einfache Lage. Die Verbindung der Geruchsplatte mit dem Hirne geschieht wie beim Gehörorgan durch Vermittelung des

mittleren Keimblattes. Allerdings sind beide Organe einander so sehr genähert, dass man erst bei stärkeren Vergrösserungen erkennt, dass sie sich in der That nicht berühren; alsdann ergibt sich aber, dass auch hier embryonale Blutzellen das Material zu einer Neubildung, nämlich zur Entwickelung der Geruchsnervenbündel liefern (*Taf. VIII Fig. 163, Taf. XVII Fig. 314, Taf. XVIII Fig. 321*). Aus der relativ geringen Anzahl der vermittelnden Blutzellen möchte ich aber schliessen, dass sie nicht etwa in das ganze Nervenbündel sich verwandeln, welches darauf hinüber und herüber die Verbindung anknüpfe, sondern dass sie als noch nicht differenzirte Elemente zunächst nur gleichsam den beide Organe verbindenden Kitt abgeben und die anfangs ausserordentlich kurze Brücke fein gestreifter Nervensubstanz bilden, in welche alsdann die zelligen Elemente der grauen Hirnmasse hineinwachsen, um das Gros des Riechnerven, namentlich seine strangförmige Verlängerung an der Basis des Vorderhirns, zu bilden. Dass die bindegewebigen Umhüllungen der epithelialen Auskleidung der Nasenhöhle vom mittleren Keimblatte herkommen, sei nur beiläufig erwähnt. Die knorpeligen Theile dieser Umhüllung werden ebenso wie diejenigen des Ohrs an einer anderen Stelle berücksichtigt werden.

Zum Schluss sei noch erwähnt, dass das obere Keimblatt ausser den genannten drei Sinnesorganen noch Bildungen erzeugt, welche den Sinnesorganen beigezählt zu werden verdienen. Dahin gehören vor allem die sogenannten Seitenorgane, welche sich aus der Grundschicht der Oberhaut längs der Mittellinie der Segmente entwickeln; die Einzelnheiten dieses Vorganges gehören aber mehr in eine specielle Geschichte dieser Theile, als in eine allgemeine Entwickelungsgeschichte (*Taf. XIII Fig. 238—240*). Doch verdient der Umstand Erwähnung, dass am Kopfe und vorderen Rumpfe, worauf ich noch später zurückkomme, dieselbe Grundschicht der Oberhaut ganze Nervenanlagen, nämlich die Wurzeln und Stämme der Seitennerven erzeugt (*Taf. XIII Fig. 233. 238, Taf. XV Fig. 276, Taf. XIX Fig. 345*). — Ueber den Hirnanhang als ein von den Sinnesorganen abweichendes Erzeugniss der Sinnesplatte ist schon gesprochen worden, ebenso über die Oberhaut selbst, welche aus einer vollständigen Verschmelzung der beiden Schichten des oberen Keimblattes hervorgeht und damit hinlänglich die nur vorübergehende Bedeutung dieser Schichtung anzeigt. Ein Sinnesorgan aber, welches sonst in der üblichen Fünfzahl nicht fehlen durfte, habe ich nicht erwähnt, das Geschmacksorgan. Man lässt allerdings ganz allgemein die Zunge aus einem von der Oberhaut überzogenen Unterkiefertheile hervorgehen (Nr. 40 S. 75. 184. 185,

Nr. 48 S. 354—355); wenn man aber meine Abbildungen Fig. 303 und 283 vergleicht, wird man leicht erkennen, dass sie in der noch vollkommen verschlossenen Mundhöhle sich entwickelt, also die Geschmackszellen aus dem Darmblatte hervorgehen.

Da bei der Untersuchung der Sinnesorgane das überwiegende Interesse sich ganz natürlich dem Auge zuwandte, so musste auch der Erfolg dem aufgewandten Fleisse entsprechen; während die Entwickelungsgeschichte des am meisten vernachlässigten Geruchsorganes auch bis in die neuere Zeit von gröberen Irrthümern nicht frei blieb. Denn Remak selbst, welcher die irrige Beobachtung Rusconi's von der Entwickelung der Nasenhöhlen aus dem Hirne zurechtstellte, bezeichnet an noch jungen Larven die blossgelegten, sackartigen Erweiterungen der Nasengruben als Lobi olfactorii, d. h. als die Anlagen der vorderen Kommissur (Balken), welche aber an solchen Larven entweder noch gar nicht existiren oder vom Vorderende der eigentlichen Grosshirnlappen nicht zu unterscheiden sind (Nr. 40 S. 148). v. Bambecke lässt sogar umgekehrt wie Rusconi einen Theil der Nasengruben sich in jene Lobi verwandeln. Ganz offenbar ist aber noch die Ansicht allgemein verbreitet, dass die ganzen Nasengruben das Geruchsorgan darstellen, während nach meinen Untersuchungen nur ihre dicke, aus der ursprünglichen Geruchsplatte hervorgegangene mediale Wand als das eigentliche Sinnesorgan gedeutet werden kann. Daher will ich die ganzen Nasenhöhlen erst in Verbindung mit den umgebenden Kopftheilen näher betrachten.

Für die morphologische Entwickelung des Auges habe ich ausser der etwas auffallenden Angabe v. Bambecke's über die solide Anlage der Augenblasen nur die Beschreibung Remak's und Barkau's von der Bildung der Linse in etwas zu berichtigen. Die letztere wird nämlich eine von der Grundschicht der Oberhaut sich abschnürende Einstülpung genannt, deren Höhle also von der Deckschicht nach aussen verschlossen würde; ich sehe dagegen die Linse aus einer soliden Wucherung der Oberhaut hervorgehen, welche erst nachträglich eine Höhle erhält. Ebenso kann ich Schenk und Oellacher nicht beistimmen, wenn sie die Linsenbildung bei den Knochenfischen gerade so wie Barkau bei den Batrachiern verlaufen lassen (Nr. 117 S. 4. 5, Nr. 107 S. 81). Auch im Forellenembryo finde ich, dass anfangs das gesammte Keimblatt in die beginnende Einstülpung der primären Augenblase sich einsenkt. Dabei ver-

wandelt sich aber nur der grösste mediale Theil der verdickten Grundschicht in eine feste Schicht oder Platte, welche die weitere Einstülpung und Abschnürung ausführt. Der kleinere centrale und laterale Theil der Linsenanlage füllt dagegen als lockere Zellenmasse den Einstülpungsraum jederzeit aus, sodass nicht von Anfang an eine wirkliche Höhle der Linsenanlage besteht, wie SCHENK angibt, sondern nur ein beständig ausgefüllter Raum, wie ihn SCHENK gegen seine eigene Aussage in der sich abschnürenden Linsenkugel zeichnet (Nr. 117 Taf. II Fig. 7). Indem diese centrale lockere Zellenmasse ebenso wie bei den Batrachierlarven sich auflöst, gibt sie Veranlassung zur Bildung der spaltartigen Höhle, welche später die innere und äussere Wand der Linsenanlage trennt (vgl. Nr. 117 Taf. I Fig. 3. 4). Auch die bekannte Einstülpung der Linsenanlage der Amnioten ist nicht überall ganz gleich; denn wenn sie meist tellerförmig abgebildet wird (Nr. 40 Taf. V Fig. 58, Nr. 75 Fig. 8), so habe ich sie beim Maulwurfe dagegen vollständig trichterförmig gesehen. — Die Bildung des Ohrbläschens findet im Forellenembryo gerade so statt wie die Entwickelung der Linse, sodass die lockere laterale und später centrale Masse durch ihre Auflösung die Höhle erzeugt; ich muss also darin OELLACHER vollkommen bestätigen (Nr. 107 S. 73. 75). Und wenn er eine Falte der Deckschicht erwähnt, welche in jene Einstülpung hineinhänge, so kann ich hinzufügen, dass ich eine ebensolche ziemlich tiefe Einziehung der Deckschicht in die Linsenanlage beobachtet habe.

Aus meinen Bemerkungen zur Entwickelungsgeschichte der Nervenröhre wird man entnehmen können, dass ich bei den Umbildungen der Embryonalanlagen das Hauptgewicht durchaus nicht auf die äussere Erscheinung lege. Wenn ich für die Anlagen der Linse und des Labyrinthbläschens die gesehenen Bilder ausführlich beschrieb, so geschah es gerade, um zeigen zu können, wie die Homologie nicht in der wechselnden äusseren Erscheinung sondern in den gleichen wirkenden Ursachen zu suchen sei. Ebenso wenig wie die Axenplatte sich in allen Wirbelthierembryonen in eine offene Furche verwandelt, welche sich darauf zu einer Röhre schliesst und abschnürt, sind die Linse und das Ohrbläschen überall einfache Einstülpungen des oberen Keimblattes. Die Veranlassung zur Entstehung der Linse glaube ich bei Batrachiern und Fischen in dem Drucke der die Oberhaut vorwölbenden primären Augenblase erkennen zu müssen. LIEBERKÜHN meint freilich, dass die Augenblasen der Säugethiere stets durch Theile des mittleren Keimblattes von der Oberhaut getrennt seien, sodass die Linsenanlage diese Theile in die sekundäre Augenblase mit einstülpe (Nr. 75

S. 38); ich muss dagegen auf Grund meiner Präparate vom Maulwurfe behaupten, dass dies im Beginne der Linsenbildung nicht der Fall ist, also jene meine Begründung dieser Bildung auch auf andere Wirbelthiere Anwendung finden kann. Die von der Linsenbildung jedenfalls unabhängige Einstülpung der primären Augenblase, welche schon v. BAMBECKE erkannte, und ich an Batrachiern und Fischen bestätigen kann, betrachte ich ferner als die äussere Formbedingung, welche die angeregte Wucherung der Oberhaut sich nach innen ausdehnen und gewissermassen an die Oeffnung der sekundären Augenblase anpassen lässt. Wenn dabei die Deckschicht der Batrachier und Fische nur vorübergehend eingestülpt wird, so ist dies ganz natürlich, da, wie ich zeigte, die Grundschicht so stark wuchert, dass sie lateralwärts keine leere Höhle erhält, sondern deren Raum mit Zellen angefüllt bleibt. Die Linsenbildung zeigt also bei denselben Bildungsursachen die gleichen äusseren Unterschiede in den verschiedenen Thieren wie die Entwickelung des Ohrbläschens und des Centralnervensystems, darf aber mit diesen nicht ohne weiteres verglichen werden; denn sie geht, wie es mir scheint, aus einer sekundären Anpassung an die Umbildungen der eigentlichen Augenanlage hervor, und ist daher abgesehen von der Form und nur mit Rücksicht auf den Werth des Kausalzusammenhanges mit viel mehr Recht der noch späteren Anlage des Glaskörpers zu vergleichen. Das Ohrbläschen ist dagegen in erster Reihe auf die Sinnesplatte und dann die Axenplatte mit den daraus sich ergebenden Bildungsursachen zurückzuführen. Ueberhaupt hat sich auch hinsichtlich der Sinnesorgane das Bestreben kundgegeben, für physiologisch gleichartige Theile auch eine möglichst gleiche Entwickelung, sowohl nach dem Ursprunge wie nach der Form nachzuweisen. So hat denn REMAK, welcher für die allgemeine Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere seit v. BAER am meisten geleistet hat, das Gemeinsame und Bedeutsame in der Betheiligung des oberen Keimblattes an der Bildung der Sinnesorgane darin zu sehen geglaubt, dass dasselbe ursprünglich eine allgemeine sensorielle Oberfläche des Körpers darstelle, „die sich im Laufe der Entwickelung in kleinere sensorielle Bezirke sondert“, und dass diese letzteren „nicht die wesentlichsten (nervösen) Bestandtheile der Sinneswerkzeuge“, sondern durch hohle Einstülpungen die freien Oberflächen derselben bilden (Nr. 40 S. 100. 101). Als solche selbstthätige („nicht passive“) Einstülpungen des Sinnesblattes werden aufgeführt: die Riechhöhlen, die Geschmackshöhle, die Linse, das Labyrinth (a. a. O. S. 94. 95). Wie man leicht erkennt, ist dies nur eine den verbesserten Kenntnissen angepasste Auffasungs-

weise der älteren Zeit, welche die Sinnesorgane einfach als Auswüchse des Hirns betrachtete. Im übrigen zeigt sie alle Mängel einer morphologischen Vorstellung, welche statt bloss im Zusammenhange der Formumbildungen zu wurzeln, sich stets auf die subjektive Werthschätzung der fertigen Organe bezieht: die Erklärung wird nicht entwickelt, sondern erzwungen, die Beobachtung muss sich dem Schema fügen. Ich will auf die Konsequenzen und Inkonsequenzen jener Auffassung nicht weiter eingehen und nur die Irrthümer der Beobachtung zurechtstellen. Die Geschmackshöhle muss zunächst ausgeschieden werden, da das Geschmacksorgan weder in der Mundbucht noch überhaupt aus dem oberen Keimblatte entsteht. Damit ist freilich die specifische Bedeutung des „Sinnesblattes“ bereits gewaltig erschüttert. Aber auch die Nasengrube ist keine besondere „Sinneshöhle“, da sie gar nicht ausschliesslich oder nur grösstentheils von der Geruchsplatte gebildet wird, welche auf eine Seite derselben beschränkt bleibt. Endlich ist die Linsenblase weder dem Ohrbläschen und der Geruchsplatte homolog, noch stehen diese der Augenblase so gegenüber wie anderen Theilen des Centralnervensystems. Kurz — die Sinnesorgane gehören nach ihrem Ursprunge nicht alle zusammen, und ihre aus dem Sinnesblatte hervorgehenden Theile entwickeln sich nicht alle in der gleichen Form von Einstülpungen, d. h. die Auffassung Remak's ist im ganzen und im einzelnen unhaltbar. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Sinnesorgane lassen sich vielmehr dahin zusammenfassen, dass nur die drei sogenannten höheren Sinnesorgane in der Sinnesplatte eine gemeinsame Grundlage haben, welche als eine Absonderung von der Axenplatte betrachtet werden kann, dass also ihre Homologie sich auf ganz andere Theile bezieht, als welche bisher dafür galten, nämlich auf die Geruchsplatte (nicht Nasengrube), auf die Augenblase (nicht Linse) und das Ohrbläschen, wozu noch ein Sinnesorgan hinzukommt, welches im Schlussstücke der Sinnesplatte angelegt, mit den Geruchsplatten in sich wechselweise ausschliessender Korrelation zu stehen scheint (Nasenrachengang der Cyklostomen, Anlage des Hirnanhangs). Die übrigen Sinnesorgane (Seitenorgane, äussere Haut, Zunge) stehen weder mit jenen drei erstgenannten noch unter sich noch endlich mit dem Centralnervensystem in einem besonderen genetischen Zusammenhange und fallen zudem ausschliesslich ins Gebiet lokaler histiologischer Sonderung.

VII. Die Wirbelsaite und die Wirbelsäule.

Historische Uebersicht der bisherigen Untersuchungen.

Die erste ausführliche Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule der Batrachier lieferte Dugès. Schon vor dem Ausschlüpfen der Embryonen fand er in denselben einen knorpeligen Strang (Wirbelsaite) unter dem Rückenmarke. Weiterhin entwickelten sich neun Paar knorpelige Wirbelbögen um das Rückenmark, welche der Wirbelsaite jederseits aufsitzen (Nr. 13 S. 102). Zuerst erscheinen sie als kleine Höcker; indem sie sich aber aufwärts verlängern, theilen sie sich gabelig in zwei Aeste, von denen einer den Querfortsatz, der andere den eigentlichen Bogen und später den Gelenkfortsatz bildet (S. 103). Der Knochen des Wirbelkörpers entwickele sich von zwei seitlichen Punkten aus, welche sich alsbald durch ein dünnes Mittelstück verbinden. Beim gemeinen Frosche setze sich diese Verknöcherung des Körpers rund um die Wirbelsaite ringförmig fort und schnüre dabei die letztere ein (S. 105). Beim Bombinator fuscus, Alytes punctatus und Hyla (S. 103) verschmelzen die beiden ersten Verknöcherungspunkte zu einem annähernd kubischen Stücke, welches namentlich unten ausgehöhlt ist. Daher entsteht an der Unterseite der aneinander gereihten Wirbelkörper eine Furche, in welcher die Wirbelsaite lagert, und welche erst in demselben Masse als die letztere verkümmert und schwindet, ausgeglichen wird (S. 106). In den Intervertebralräumen liegen kugelige Knorpelmassen, welche gleichfalls ausserhalb der Wirbelsaite entstanden nach der Metamorphose mit je einem Wirbelkörper verschmelzen, um das konvexe Gelenkstück zu bilden (S. 107). Die Wirbelbögen schienen Dugès sehr früh zu verknöchern (S. 104) und zwar ebenso wie die Wirbelkörper von der Oberfläche

her, da er in den Wirbelbögen junger Thiere eine knorpelige Axe zu finden glaubte (S. 107). Das Steissbein werde anfangs durch zwei Paar knorpelige Bögen gebildet, von denen das erste Paar bei gewissen Batrachiern Querfortsätze besitze. Zu diesen Bögen gesellen sich alsbald zwei entsprechende Wirbelkörper, so dass das Steissbein aus zwei Wirbeln zusammengesetzt erscheint. Dazu kommt aber noch ein axialer Knorpelstreif unterhalb der Wirbelsaite, welcher während der Auflösung derselben im vorderen Theile mit jenen beiden Wirbelkörpern verschmilzt, rückwärts aber bedeutend über sie hinausreicht (S. 108. 109).

J. Müller bestätigte im allgemeinen die Angaben von Dugès, namentlich die zwei verschiedenen Bildungsweisen der Wirbel, welche die Anuren in zwei Gruppen scheiden (Nr. 76 I S. 83. 101. 103. 130. 131, III S. 69. 74). Müller weicht aber von Dugès darin ab, dass er die Wirbelsaite nicht aus Knorpel sondern aus mit Gallerte angefüllten Zellen bestehen lässt (I S. 81. 82). Daraus folgerte er anfangs, „dass die Chorda dorsalis der Verknöcherung der Wirbel durchaus fremd bleibt", und dass vielmehr „alle Ossification an der Wirbelsäule erfolgt in der äusseren fibrösen Schicht um die Scheide der Gallertsäule, in jener Schicht, welche auch das Rückenmarksrohr bildet." In dieser Skeletschicht entstehe aber der Wirbel nicht durch ursprüngliche Verknöcherung, sondern derselben gehe die Bildung paariger Knorpelstücke voraus, welche erst verschmelzen, bevor in ihnen die Verknöcherungspunkte erscheinen (I S. 82 — 83). Später hebt aber Müller ganz besonders hervor, dass die Wirbelkörper der meisten Batrachier ausser Pelobates und Pseudis aus wahren ringförmigen Ossificationen der Chordascheide selbst entstehen (III S. 69. 74).

Rathke sagt über die Entwickelung der Wirbelsäule: — „Als das Fundament der Wirbelsäule erscheint die Wirbelsaite, ein häutiges allenthalben geschlossenes Rohr, das mit einer Substanz ausgefüllt ist, die eine gallertartige Beschaffenheit hat. Demnach besteht die Wirbelsaite an und für sich selbst aus zwei verschiedenen Theilen, die man den Kern und die Scheide nennen kann. Um sie herum lagert sich ein Blastem ab, das anfangs allenthalben gleichartig beschaffen ist und ein grobkörniges Gefüge hat. Zuvörderst scheint es an der rechten und linken Seite der Chorda vertebralis zum Vorschein zu kommen, dann aber in der Regel von hier aus nach oben und unten um die Chorda herum zu wuchern, so dass diese nach einiger Zeit eine besondere aus solchem Blastem

bestehende Belegung erhalten hat, die eine neue oder zweite Scheide für sie ausmacht.“ Rathke nennt sie die Belegungsmasse der Wirbelsaite. Dieselbe verdicke sich rund um die Wirbelsaite in einer Reihe hintereinander liegender Ringe, welche durch dünne Abschnitte verbunden bleiben; zugleich umwuchere sie das Rückenmark ebenfalls röhrenförmig, wobei den dickeren Ringen entsprechende obere Bögen entstehen, welche eigentlich nur als Verlängerungen jener zu betrachten seien (Nr. 21 S. 2). Die Ringe werden dicker und breiter und verwandeln sich, indem die von ihnen eingeschnürten Stellen der Wirbelsaite schwinden, in die späteren knorpeligen Wirbelkörper. Zwischen je zwei solchen Körpern bleibt ein Theil der Wirbelsaite bestehen; die Scheide desselben wird zu einem Lig. intervertebrale, der Kern aber verflüssigt (S. 3). Die zwischen je zwei jener Wirbel zurückbleibenden Theile der Belegungsmasse der Wirbelsaite werden zu einer Fortsetzung der Knochenhaut der Wirbelkörper und zu den Ligg. intercruralia und interspinalia (Nr. 21 S. 4, Nr. 47 S. 124 und flg).

Schwann hat die Wirbelsaite und den Knorpel nur an erwachsenen Froschlarven untersucht (Nr. 77 S. 10). Nach ihm besteht die Wirbelsaite im Innern aus grossen aneinander gefügten Zellen mit selbstständigen Membranen und wandständigen Kernen. Die Grösse dieser Zellen nimmt gegen die Oberfläche der Wirbelsaite ab und die dünne, mit kernähnlichen Körperchen durchsetzte Rinde der letzteren bestehe aus abgeplatteten Zellen, deren epitheliales Gefüge bisweilen kenntlich ist. An einigen Stellen sieht Schwann etwas Intercellularsubstanz zwischen den Chordazellen und in ihrem Innern hier und da junge, bläschenförmige, aber kernlose Zellen (S. 12 — 15). Den Knorpel lässt Schwann so entstehen, dass in einer Grundsubstanz erst Kerne auftreten, dann an ihrer Oberfläche, sei es durch Abspaltung von ihren Membranen oder durch Neubildungen sich die blasigen Zellen entwickeln, welche den Kernen zuerst dicht anliegen und erst durch ihr ferneres Wachsthum sich von denselben abheben. Diese ganze Bildung könne entweder innerhalb schon fertiger Knorpelzellen oder in der Intercellularsubstanz vor sich gehen. Weiterhin verdicken sich die Membranen der jungen Knorpelzellen und können dann entweder bestehen bleiben oder mit den angrenzenden Membranen und der Intercellularsubstanz verschmelzen (S. 21 und flg., S. 113 und flg.).

Reichert lässt das Stammskelet aus seinem Wirbelsystem, den Segmenten, hervorgehen. „In den Urplatten entwickelt sich am Rumpfe die Wirbelsäule,

am Kopfe die Schädelbasis, welche also gemäss der Genesis ursprünglich aus zwei Theilen zusammengesetzt werden. Die Skelettheile der Wirbelröhre, welche durch die von dem äusseren Rande der Urplatten hervorwachsenden Rücken- und Visceralplatten gebildet werden, sind die von den Wirbelkörpern abgehenden oberen und unteren Wirbelbogen (Rippen)" (Nr. 22 S. 30. 31). Die beiderseitigen Urplatten verschmelzen von vorn rückwärts fortschreitend, anfangs unterhalb der Wirbelsaite und erst später auch oberhalb derselben. Im Kopfe geschehe das letztere erst von dem Türkensattel an rückwärts, während davor die Chordaspitze dem Hirne angeheftet bleibe, um sich in den Hirnanhang zu verwandeln (S. 29. 30). Im weiteren Verlaufe der Entwickelung verkümmere die Wirbelsaite, sodass Reste derselben nur zwischen den einzelnen Wirbeln übrig bleiben. Aus allem folge, „dass die Wirbelsaite und das Wirbelsystem zwei ursprünglich verschiedene Gebilde sind und nicht zusammen gehören," beide aber die gleiche Bedeutung von Stützorganen haben, sodass jene im Anfange der Entwickelung als solches diene, später aber diese ihre Funktion der Wirbelsäule übertrage (S. 31. 32).

Nach Vogt besteht die ganze Chorda „aus einem gleichmässigen Gallertstrang mit unzähligen Molecularkörpern und manchen Stearintäfelchen gemengt, welcher nur durch Mangel von Zellenstructur von der umgebenden Masse sich unterscheidet." Bald erscheinen aber „zuerst an dem Kopfende in Mitte der Gallertmasse hie und da rundliche, helle Flecken, welche ganz wie Höhlungen aussehen." Da Vogt diese Gebilde aus der Wirbelsaite isoliren konnte, hielt er sie für kernlose Zellen (Nr. 26 S. 42). Diese Zellen vermehren und vergrössern sich und verdrängen dabei die intercellulare Körnchenmasse bis auf geringe Spuren an den Stellen, wo die Ecken der durch gegenseitigen Druck polyëdrisch abgeplatteten Zellen zusammenstossen. Darauf erhält die Wirbelsaite eine dünne, structurlose Scheide, welche die Zellenmasse, oder den Kern der Wirbelsaite eng umschliesst. In den Zellen erscheinen zu einer gewissen Zeit wandständige Kerne, vom Aussehen plattgedrückter Bläschen (S. 43. 44). In Tritonenlarven fand Vogt vor dem Erscheinen der sekundären Zellen die Dotterplättchen in gleichen Abständen ringförmig um die Wirbelsaite herumgelagert (S. 45); dieses Aussehen hält er für Spuren einer Verschmelzung von zerstörten Embryonalzellen, woraus eben die gleichmässige Chordamasse hervorgehe (S. 49). Die darauf entstehenden sekundären Zellen füllen je einen der vorbezeichneten Abschnitte aus, sodass sie scheibenförmig erscheinen und in der Scheide wie Münzen in einer Rolle liegen (S. 45); später erst trete eine

Theilung derselben ein (S. 47).* Was nun die Entstehung der knorpeligen Wirbelsäule betrifft, so glaubt Vogt, „dass es die Scheide der Chorda ist, welche den (anfangs ringförmigen) Wirbelkörper entwickelt,“ während „der Bogentheil als Differenzirung in der Masse der ursprünglichen Rückenwülste anzusehen ist“. „Auch hier erscheint der Knorpelring erst später von dem auflagernden Muskelgewebe verschieden, während anfangs keine genaue Grenze zwischen beiden gezogen werden kann“ (S. 83). Innerhalb der Wirbel werde alsdann der Chordakern resorbirt. „Da, wo die Knorpelringe den Strang drücken, werden die Zellen resorbirt und erhalten sich noch in den Gelenkflächen, wenn endlich der Ring sich zu einem soliden Körper geschlossen. Ich habe noch bei einem einjährigen, mithin vollständig ausgebildeten Alytes die Rückenwirbel in Form von Doppelkegeln, wie bei den Fischen, gesehen und die Zwischenräume dieser Doppelkegel mit Chordazellen ausgefüllt gefunden. Eine Metamorphorse der Chordazellen etwa in Knorpelzellen oder anderes Gewebe findet durchaus nicht statt bei den Batrachiern; die ausgebildete Chordazelle hat das Ende ihrer Laufbahn erreicht“ (S. 86). Am Schädel vergleicht Vogt die Basis mit den Wirbelkörpern, das Gewölbe mit den Wirbelbögen (S. 74), sodass die entsprechenden Theile auch auf gleiche Weise entstehen. „Die Scheide des Endstückes der Chorda bildet eine breite Knorpeltafel, welche der letzten Hirnabtheilung zur Stütze dient. Von dieser aus gehen zwei seitliche Knorpelbalken, welche sich unter der Hemisphärenabtheilung wieder vereinigen und die, nebst der hinteren Tafel das ganze Gewölbe des Schädels, mit seinen verschiedenen Kapseln für Gehirn, Nase, Augen und Ohr tragen“ (S. 86). Im Kopfe hat Vogt ebenfalls die Entwickelung des Knorpels verfolgt. „Die erste Anlage zum Knorpelgewebe der Schädelbasis besteht in einem dichten, dunkeln Cytoblastem, vollgepfropft von Molecularkörperchen und halbverzehrten Stearintäfelchen und offenbar hervorgegangen aus der Zerstörung der ursprünglichen Embryonalzellen.“ „Auch die wasserhellen Blasenkerne der Embryonalzellen sind verschwunden“ (S. 105). Während die Zahl der Stearintäfelchen abnimmt, erschienen in diesem Blastem grosse, helle, rundliche Zellen, mit je einem oder mehreren grossen Kernen versehen. Vogt glaubt, dass diese Zellen ohne Zwischenstufen „gleich in der ihnen zukommenden Form und Grösse ins Leben treten“ (S. 106). Indem ihr Wachsthum die

* Vgl. auch Vogt, Quelques observations sur l'embryologie des Batraciens, in: Annales des Sciences naturelles Série 3. Zoologie Tom. 2. 1844.

Intercellularsubstanz verdrängt, berühren sie sich endlich und platten sich polyëdrisch ab, worauf ihre Membranen nach Ablagerung eines plastischen Stoffes an ihrer Innenfläche mit einander und dem letzteren zu einer neuen Intercellularsubstanz verschmelzen. Die dadurch frei gewordenen Kerne wachsen, werden hohl und erhalten endlich einen eigenen Kern, sodass sie eine zweite Zellengeneration darstellen (S. 107), diese verändert sich in derselben Weise wie die ersten Zellen bis zur Bildung von freien, hohlen Kernen (S. 108). Zwischen diesen letzteren zeigten sich alsdann in der Intercellularsubstanz kleine helle Bläschen, welche sich zu kernhaltigen Zellen, den sekundären Knorpelzellen, entwickelten und durch ihr Wachsthum jene hohlen Kerne oder die zweite Generation der primären Knorpelzellen zum Schwunde brächten (S. 109—111). In ihren Kernen endlich glaubt Vogt wieder neue Zellengenerationen gesehen zu haben (S. 104. 115).

Prévost und Lebert fanden die Wirbelsaite anfangs aus Embryonalzellen zusammengesetzt, in denen alsbald helle, vakuolenartige Gebilde erschienen, nach der Ansicht der Verfasser die vergrösserten Kerne jener Embryonalzellen, welche schliesslich den ganzen übrigen Inhalt der Wirbelsaite verdrängten. Zu beiden Seiten der Wirbelsaite liege ein pigmentrirter Strang mit Fortsetzungen zwischen die Wirbelplatten (Segmente); dies sei der embryonale Knorpel mit einer unorganisirten, aus den zerstörten Leibern der Embryonalzellen zusammengesetzten Grundmasse und den hellen Kernen derselben, welche zu Knorpelzellen würden (Nr. 30 S. 204. 205. 224).

Cramer wiederholt für den Frosch dieselben Angaben, welche Vogt über die Entwickelung der Wirbelsaite der Tritonen gemacht hat. Die Embryonalzellen würden vollständig zerstört, worauf in dem quergestreiften Strange die sekundären Zellen auftreten (Nr. 34, S. 56—58).

Kölliker hat in seiner „mikroskopischen Anatomie“ die früher nur auszugsweise gegebene Mittheilung über die Entwickelung der Wirbelsaite des Frosches (Nr. 32) ausführlich wiederholt. Anfangs sei die Wirbelsaite nur aus Embryonalzellen zusammengesetzt und besitze noch keine Scheide. Indem sich die Zellen vergrössern, „legen sie sich fest aneinander, wodurch ihre Contouren minder deutlich werden; dann beginnen ihre Dotterkörperchen von Innen her zu schwinden, so dass zuerst um die nun deutlich sichtbar werdenden Kerne helle Höfe sich bilden, die nach und nach immer weiter nach aussen greifen, bis am Ende nur noch an der Peripherie der Zellen unmittelbar an der Zellenmembran eine Schicht verkleinerter Dotterkörperchen sich findet.“

Endlich verflüssige sich auch diese und die Zellen werden ganz hohl und lassen blasse Kerne erkennen. Während dieser Vorgänge erscheint auch die Scheide in Gestalt eines zarten Saumes, welche ein Ausscheidungsprodukt der ursprünglichen Chordazellen sei (Nr. 78 I. S. 347). Das Wachsthum der Wirbelsaite sei einmal auf die Ausdehnung der ursprünglichen Zellen, welche „nachweisbar am Kopfe beginnt und von da rückwärts fortschreitet“, und ferner darauf zurückzuführen, dass an dem hinteren Ende der Wirbelsaite, aus einem dort aufgespeicherten Material von kleinen Bildungszellen fortwährend neue Zellen sich ansetzen (S. 348). An weiter entwickelten Wirbelsaiten unterscheidet Kölliker ausser an der Pipa dorsigera (Nr. 44 S.247) eine Elastica externa, aus platten anastomosirenden Fasern bestehend, dann die queren parallelen Bindegewebsbündel der eigentlichen Scheide und endlich die weiche Gallertmasse, an welcher eine äusserste Lage kleinerer Zellen zu erkennen sei (Nr. 44 S. 217. 233). Das Rumpfskelet gehe nicht aus der Wirbelsaite hervor, sondern aus den an ihrer Seite befindlichen Bildungs- oder Embryonalzellen (Nr. 78 S. 348). In dieser „skeletbildenden Schicht“ entstehen aber die Anlagen der Wirbel auch nach Kölliker auf zweifache Weise: 1. „aus zwei oberen knorpelig präformirten Bögen, die auch die Querfortsätze bilden, und aus einem unpaaren Körper, der mit zwei Seitenhälften, ohne knorpelig präformirt zu sein, aus der äusseren skeletbildenden Schicht hervorgeht und die Chorda ringförmig umgibt“ (Nr. 44 S. 219); 2. aus jenen Bögen und deren verschmolzenen Basen (Wirbelkörper), woran sich noch Theile der äussern Chordascheide (skeletbildende Schicht) anschliessen, die gleichfalls knorpelig präformirt sind (Nr. 44 S. 232—239). Im besonderen verdicken sich die Knochenringe des ersten Typus zu Doppelkegeln, welche in der Mitte solid sind und mit den vorausgehenden und nachfolgenden Wirbelkörpern intervertebrale, gleichfalls aus der skeletbildenden Schicht hervorgegangene Knorpelmassen einschliessen, und je nachdem dieser Intervertebralknorpel unverändert bleibe (Perennibranchiata, Derotremata) oder mit der hinteren Hälfte einen Gelenkkopf des Wirbelkörpers bilde (Salamandra, Triton) oder beide Hälften auf diese Weise den entsprechenden Wirbeln sich anpassen (Rana), entständen die verschiedenen Formen der Batrachierwirbel (Nr. 44 S. 219—222). In der zweiten Gruppe der Batrachier bilden die verschmolzenen Basen der Wirbelbögen oder die Wirbelkörper eine Rinne, in welcher die Wirbelsaite lagert; doch wächst an den Larven von Cultripes provincialis jene Rinne an den zwei ersten Wirbeln zu einem vollständigen Knorpelringe zusammen (Nr. 44 S. 233. 234. 237. 238).

— Ueber die histiologische Entwickelung des Knorpels an den Skeletanlagen sowohl des Kopfes wie des Rumpfes lässt sich Kölliker im Gegensatze zu seinen Vorgängern folgendermaassen aus (Nr. 78 S. 348—349). Die Knorpelzellen gingen aus den Embryonalzellen in ähnlicher Weise wie die Chordazellen durch Verflüssigung des Inhalts hervor; später vermehrten sie sich durch endogene (Tochterzellen-) Bildung, wobei die Wandungen der verschiedenen Generationen zu einer Zwischensubstanz verschmelzen. Nach dem Erscheinen der Remak'schen Arbeiten hat Kölliker seine Darstellung dahin ausgeführt, dass die Zellmembranen durch Anlagerung von Knorpelmasse an ihrer Innenfläche zu Knorpelkapseln würden, welche das von ihnen deutlich gesonderte Protoplasma (Protoblasten) umschlössen. Die Grundsubstanz lässt Kölliker theils aus einer Zellenausscheidung, theils aus einer Verschmelzung von Knorpelkapseln entstehen (Nr. 79 S. 64. 65). Die Verknöcherung des Knorpels soll von der Oberfläche der betreffenden Wirbeltheile ausgehen (Nr. 44 S. 234. 238).

Ueber die Wirbelsaite des Frosches hat Remak nichts Bemerkenswerthes mitgetheilt, und von der Wirbelsäule sagt er uns bloss, dass sie aus einer die Chorda umhüllenden Membran sich entwickele (Nr. 40 S. 154). Der Knorpel entstände aus den Embryonalzellen in der Art, dass an den Membranen derselben eine Knorpellage entstände (Knorpelblase), während ihr Protoplasma zu den ersten Knorpelzellen würde. Während sich diese Knorpelzellen durch Theilung vermehrten, entständen an ihnen sekundäre Knorpelblasen, welche mit den ersten zu einer gemeinsamen Grundsubstanz, der Parietalsubstanz verschmelzen (Nr. 36 S. 68). Auf die frühere Behauptung, dass die Knorpelblase an der Innenfläche der ursprünglichen Zellmembran sich bilde und dass die Knorpel- oder Primordialzelle eine eigene Membran (Primordialschlauch) besässe, legte Remak später kein sonderliches Gewicht, erwähnte dagegen noch eine Interkapsularsubstanz, welche die Knorpelblasen verbände (Nr. 40 S. 171. 172).

Bruch bestätigt die Angaben von Dugès und Müller über die embryonale Wirbelsäule von Rana fusca und diejenigen von Kölliker über denselben Bildungstypus bei anderen Anuren (Nr. 50 S. 180. 186). Dabei bemerkt er, dass die Wirbelbögen nicht aus irgend einer Grundlage sich metamorphosiren, sondern als stellenweise Wucherungen der Chordascheide aufzufassen seien, „die jedoch von Anfang an und so weit sie sich über das Niveau derselben erheben stets schon aus hyalinem Knorpelgewebe bestehen, streng genommen

daher nie einen Bestandtheil der Chordascheide gebildet haben" (S. 180—181). Die letztere sei auch nicht als in Knorpel übergehendes Bindegewebe anzusprechen, sondern als indifferentes „Bildungsgewebe", welches theils in Bindegewebe theils in Knorpel sich verwandele (S. 187. 189).

Gegenbaur unterscheidet gewisse, allen Batrachiern gemeinsame Grundlagen der Wirbelsäule, nämlich die Wirbelsaite und die skeletbildende Schicht, welche später eine nach drei Gruppen gesonderte Entwickelung erfahren. Die Wirbelsaite bestehe aus der inneren Zellenmasse und der Scheide. Die Wandungen der grossen Chordazellen seien nicht Zellmembranen, sondern beständen aus Intercellularsubstanz, an deren Innenfläche noch eine dünne Protoplasmaschicht vorhanden sei (Nr. 88 S. 19). Bei den Salamandrinen läge an der Oberfläche dieser Masse grosser Chordazellen eine Schicht von platten kleineren Zellen, welche bei den Anuren nicht vorkäme (S. 19. 22. 34). Die Chordascheide sei aus zwei elastischen Häuten, einer äusseren dünnen und einer inneren dicken zusammengesetzt, welche bei Bombinator igneus lose zusammenhängen, und von denen die innere eine eigenthümliche Faserzeichnung besitze und dieser entsprechend in bandartige Streifen zerfalle (S. 13. 22. 34. 35). Die skeletbildende Schicht bilde eine Röhre um die Wirbelsaite und im kontinuirlichen Anschlusse daran eine ebensolche um das Rückenmark. Sie bestehe aus jungem Bindegewebe d. h. einer anfangs indifferenten Schicht, aus welcher später Bindegewebe und Knorpel sich differenziren. Doch kennt Gegenbaur nur den schon differenzirten Zustand, wobei die innerste Lage theils aus Knorpel bestehe, theils noch junge spindelförmige Zellen enthalte, welche beide Gewebe aber nicht scharf geschieden seien, sondern allmähliche Uebergänge zeigen, sodass die Knorpelbögen z. B. sowohl in das umgebende als das sich unten anschliessende Bindegewebe kontinuirlich sich fortsetzen. Die äusserste bindegewebige Lage der skeletbildenden Schicht, welche die ganze Wirbelsäule überziehe, sei die Anlage des Periosts (S. 13. 15. 22. 23. 30—34).

Bei den Salamandrinen geht Gegenbaur von jenem Zustande der Wirbel aus, wo die obere Röhre der skeletbildenden Schicht bereits spangenartige Knorpelstücke, die Wirbelbögen enthält. Die sie verbindende, aus spindelförmigen Zellen zusammengesetzte Membran geht kontinuirlich in die epithelartige untere Röhre über, welche die Wirbelsaite umschliesst. Dieses letztere Gewebe verdickt sich in Form von Ringwülsten je in der Mitte zwischen zwei Wirbelbögenpaaren, welche Wülste im Innern knorpelig werden (Intervertebralknorpel), an der Oberfläche in Bindegewebe mit quergestellten spindelför-

migen Zellen sich verwandeln (Intervertebralligament, S. 13. 14). Der Intervertebralknorpel, welcher an der Oberfläche platte Zellen besitzt, erstreckt sich vorn und hinten noch eine kurze Strecke über die Wirbelsaite, ohne jedoch den vorangehenden und folgenden zu erreichen; die Intervertebralligamente hängen dagegen alle durch eine bindegewebige Schicht (Periost) zusammen, welche durch Kalkablagerungen verknöchernd an jedem Wirbel einen Doppelkegel darstellt. Bei dieser Verknöcherung scheidet das Periost um die Mitte des Wirbels zunächst eine zellenfreie homogene Knochenlamelle ab, welche an dem Intervertebralknorpel in eine Lage von platten Knorpelzellen mit ossificirter Grundsubstanz übergeht (S. 14. 16). Erst dieser „anfänglich sehr fragile Doppelkegel, der nur aus einer äusserst dünnen ossificirten Knorpelschicht gebildet wird, bedeckt sich mit einer querwachsenden Schicht von Faserknochen“ (S. 15). Doch spricht Gegenbaur später wieder von einer homogenen zellenlosen Lamelle zwischen Knorpel und Faserknochen (S. 64). Die knorpeligen Wirbelbögen verwachsen oben ringförmig. „An der Vereinigungsstelle beider Hälften zieht sich der Bogen nach hinten und vorn in einen Fortsatz aus, so dass sämmtliche Bögen oben in der Medianebene nicht weit von einander entfernt sind. Indem dieser mittlere, obere Theil des Bogens allmählich mehr in die Breite wächst, nähern sich die Bögen je zweier benachbarter Wirbel, und es tritt endlich an jeder Seite ein Uebereinanderwachsen auf, welches die Bildung der Gelenkfortsätze einleitet. Die Gelenke an den Bögen sind somit nicht eigentlich Differenzirungsproducte von Knorpelmassen, denn es sind die Bögen je zweier Wirbel zu keiner Zeit in continuo des Knorpels untereinander verbunden“ (S. 14). Später bildet sich auch an den knorpeligen Wirbelbögen ein Faserknochenüberzug. Die Intervertebralknorpel schnüren, nach innen wuchernd, die Wirbelsaite ein und bilden sich zu den Gelenktheilen aus, indem mitten durch den Knorpel eine konvex-konkave Lage quergestellter Zellen sich entwickelt (S. 16. 18). Aus der Schicht platter peripherischer Chordazellen an der Innenfläche der Chordascheide entwickelt sich in der Mitte des Wirbels eine ringförmige Knorpelschicht (Chordaknorpel), welche die Wirbelsaite ebenfalls zusammenschnürt (S. 19).

An den Larven von Fröschen und Kröten findet Gegenbaur die Intervertebralknorpel durch eine kontinuirliche, die Wirbelsaite umhüllende Knorpelschicht untereinander und mit den knorpeligen Wirbelbögen im Zusammenhange (S. 23). Da in der die Intervertebralknorpel quer durchziehenden Schicht länglicher Zellen sich eine wirkliche Gelenkhöhle entwickelt, so werden die

ersteren auf die beiden angrenzenden Wirbel vertheilt, an denen sie zugleich die Körper vergrössern und die Gelenktheile bilden (S. 25). Die Verknöcherung ist eine doppelte, indem zuerst um die Mitte des Wirbels eine ringförmige Knorpelverkalkung entsteht, welche sich auf die Bögen und zuletzt in das Innere der Intervertebralknorpel fortsetzt um durch die Bildung von Markräumen die Herstellung echter Knochensubstanz vorzubereiten; dazu kommt dann die periostale Verknöcherung, welche das Wachsthum namentlich an der Bauchfläche der Wirbel bedingt (S. 26—28). Durch das Einwachsen des Intervertebralknorpels wird die Wirbelsaite in getrennte vertebrale Abschnitte getheilt, welche sich lange erhalten (S. 28). Vor dem ersten Wirbel bildet sich kein Intervertebralknorpel (S. 24); im hintern Theile des Basilarknorpels liegt die Wirbelsaite in der Mitte seiner Dicke, vorn nähert sie sich der oberen Fläche und wird endlich am vordersten Ende nur vom Perichondrium bedeckt (S. 29). In diesem Schädeltheile der Wirbelsaite sollen einzelne Chordazellen sich in Knorpelzellen verwandeln (S. 30).

An Larven von Bombinator igneus, deren vordere Glieder eben erst gebildet sind, bestehe die skeletbildende Schicht oben an der Wirbelsaite aus Knorpel, welcher seitlich und abwärts kontinuirlich in junges, aus spindelförmigen Zellen und zerklüfteter Grundsubstanz bestehendes Bindegewebe übergehe, aufwärts aber sich in zehn Bogenpaare fortsetze. Zwischen je zwei derselben bezeichnet stets ein queres, jedoch nur oberflächliches bindegewebiges Band (Intervertebralligament) die Grenze zweier Wirbel an dem kontinuirlichen epichordalen Knorpelstreifen, welcher sich abwärts nur so weit entwickelt, dass er eine flache Rinne für die Wirbelsaite bildet und nur an den zwei ersten Wirbeln dieselbe bis zu ihrer unteren Seite umfasst (S. 33. 34). „Erst am Schädel wird die Chorda allseitig von Knorpel umgeben. Sie erstreckt sich mit langgezogener conischer Spitze bis vor die Petrosa und läuft so durch den Basilarknorpel hindurch, dass sie anfänglich nur von einer dünnen Knorpellage an der Unterfläche überzogen wird, in der Mitte ihres Verlaufs eine gleich dicke Knorpelschicht über und unter sich hat, von denen die obere sich allmählich so verdünnt, bis die Chorda frei nach innen liegt. Dies Ende bettet sich in eine Rinne des Basilarknorpels und wird nun von einer dünnen Lamelle des Perichondriums überzogen. Der Untergang der Chorda erfolgt am Schädel durch den wachsenden Basilarknorpel (S. 37) Die Verknöcherung beginnt zuerst an den epichordalen Wirbelkörpern im Knorpel, später an den Bögen im Perichondrium. „Jeder Wirbelkörper zeigt zuerst an zwei Stellen vorn und hinten eine ver-

kalkte Stelle, die gegen die Mitte der Länge des Wirbelkörpers sich ausdehnt und endlich mit der ihr vom andern Ende her entgegenwachsenden zusammenstösst, so dass schliesslich eine einzige Masse von Knorpelknochen den Wirbelkörper darstellt. So trifft man es am Ende jenes Larvenstadiums, welches durch die Vollendung des Durchbruchs der Vorderextremitäten characterisirt ist. Vorn und hinten bleibt aber an jedem Wirbelkörper noch eine unverkalkte Knorpellage zurück und auch die seitlichen, in die Bogen übergehenden Massen verkalken noch nicht, so dass von hier aus das Weiterwachsen des Wirbels noch vor sich gehen kann" (S. 35). Das Wachsthum der Wirbel durch periostale Knochenbildung geschehe vorzugsweise an der dorsalen Seite. „Die Zwischenwirbelstücke bilden vom Anfang keinen differenten Theil, sie zeigen nur allmählich eine etwas hellere Grundsubstanz und kleinere Zellen, als die zu Wirbelkörpern werdenden Knorpelpartien. Selbstständiger werden sie jedenfalls erst mit der Verkalkung der Wirbelkörper." Später entwickeln sie je vorn eine Gelenkpfanne, hinten einen nach abwärts vorgewölbten Gelenkkopf. „Die Bögen zeigen, wie bei allen hierauf untersuchten Batrachiern, eine vollkommen selbstständige Verkalkung, die immer an dem, dem Körper angefügten Basalstücke zuerst auftritt, bald nur oberflächlich, bald die ganze Dicke des Knorpels durchsetzend. Die innigere Verbindung mit den Wirbelkörpern tritt mit Ablagerung der Faserknochenlamellen ein, die vom Perioste aus sich bilden und von einer Hälfte des Bogens über den Wirbelkörper hinweg zur andern ziehen" (S. 36). Der Knorpel der Bögen erhält sich, wenn auch verkalkt, sehr lange. Die Wirbelsaite und der ventrale nicht weiter verwendete Theil der skeletbildenden Schicht sind nach der Metamorphose zu einem den Wirbelkörpern lose anliegenden, platten Bande umgebildet und schwinden endlich ganz (S. 37).

Die Bildung des Steissbeins ist bei allen ungeschwänzten Batrachiern dieselbe; hinter dem neunten Wirbel liegt der Wirbelsaite ein langer epichordaler Knorpel auf, welcher ganz vorn einen Bogen trägt, an den sich rückwärts niedrige Leisten anschliessen. Dazu kommt noch ein hypochordaler Knorpelstreif, welcher gleichfalls aus der skeletbildenden Schicht hervorgegangen, mit den epichordalen Theilen durch Bindegewebe kontinuirlich verbunden ist. Die zwischenliegende Wirbelsaite ist endlich zum Schwunde gebracht, worauf beide Knorpeltheile zusammenfliessen. Vorher ist aber schon die Verknöcherung eingetreten, welche bei Bombinator igneus mit einem äusseren Faserknochen beginnt, dessen Erscheinen aber am epichordalen Knorpel eine paarige Knorpelknochenlage vorausgeht. Beim Frosche unterscheide sich das Steissbein

dadurch von den übrigen Wirbeln, dass einmal die Wirbelsaite ganz schwinde und die Knorpelknochenbildung nur an den oberflächlichen, nicht an den innersten, die Chorda umschliessenden Schichten erscheine. Da der untere Knorpelstreif ursprünglich über die Grenzen von vier Muskelabtheilungen hinausreicht, so sieht GEGENBAUR in dem Steissbein die Anlagen mehrerer Wirbel (S. 40). Die übereinstimmende Entwickelung desselben in allen ungeschwänzten Batrachiern gibt GEGENBAUR Veranlassung zu bemerken, dass die Verschiedenheit in der peri- und epichordalen Wirbelbildung überhaupt nicht so gross sei, wie sie scheine. „In beiden Modis ist es die, die Chorda umlagernde skeletbildende Schicht, aus welcher die Wirbelsäule hervorgeht; sie bildet Knorpelringe um die Chorda mit davon ausgehenden Bögen in dem einen Falle, in dem andern sind die bogentragenden Knorpelringe nur an der oberen Peripherie der Chorda vorhanden und der untere Theil der skeletbildenden Schicht bleibt aus Bindegewebe bestehen" (S. 39). Da nun alle jene Skelettheile kontinuirlich zusammenhängen, so „kann daher nicht gut gesagt werden, dass bei der epichordalen Wirbelbildung der Körper aus den an der Basis zusammenwachsenden oberen Bogen entstehe, und dass hierin ein Unterschied von der perichordalen Bildungsweise gegeben sei (Nr. 40)."

v. BAMBECKE beschreibt die aus Zellen zusammengesetzte Wirbelsaite aus ziemlich früheren Entwickelungsperioden. So will er die Entstehung ihrer Scheide schon gleich nach Schliessung der Rückenfurche beobachtet haben, worauf deren stärker pigmentirte Zellen die Peripherie des Organs einnehmen und den axialen Theil desselben ungefärbten Elementen überlassen. Sowie der Schwanz hervorwachse, verlängere sich die Wirbelsaite mit einer Spitze in denselben hinein; und während das Pigment allmählich schwinde, verwandeln sich die ursprünglich rundlichen Zellen in sternförmige, mit einander anastomosirende (Nr. 63 S. 51).

W. MÜLLER beschreibt an der Wirbelsaite von Embryonen und Larven der Rana temporaria eine Rindenschicht von protoplasmareichen Zellen, welche klein bleiben und sich allmählich abplatten, dadurch aber von den grossen polygonalen Zellen des Gallertkörpers sich wesentlich unterscheiden, deren Protoplasma schon an mittelgrossen Larven aus einer unmessbar feinen, der Membran anliegenden Schicht bestehe. Auch die peripherischen kleinen Zellen erhalten eine Membran. In erwachsenen Fröschen hat W. MÜLLER innerhalb des Gallertkörpers knorpelähnliche Zellen gefunden (Nr. 74 S. 334. 335).

Der Zellenkörper der Wirbelsaite werde von einer homogenen Hülle umschlossen, welche W. Müller als eine vom Protoplasma der Rindenzellen abstammende Kutikularbildung auffasst, während die dünne, aussen derselben angelagerte elastische Membran vom umgebenden Gewebe abgeleitet wird (S. 350. 352). Nach der Trennung der Wirbelsaite von den Urwirbeln entstände um jene ein mit heller Lymphe gefüllter Raum. „In diesen Raum wachsen von den Adventitien der beiden primitiven Aorten aus spindelförmige Zellen, welche durch ihren geringen Pigmentgehalt von den Zellen der Urwirbel sofort sich unterscheiden. Sie umwachsen die Chorda zunächst seitlich und liefern die Anlagen der Wirbelbögen; erst später umwächst die innerste Schicht die Chorda auch oben und unten nach Bildung einer concentrischen, aus spindelförmigen Zellen bestehenden Umhüllung. Diese Umhüllung ist es, welche durch ein membranartiges Netz feiner elastischer Fasern von der Cuticularschicht nach Innen und durch ein viel lockereres von den Wirbelbögen nach Aussen sich abgrenzt, um später in ganz analoger Weise, wie bei den Haien mit Kalksalzen sich zu imprägniren“ (S. 353).

Neuerdings hat auch Lieberkühn einige Beobachtungen über die Wirbelsaite der Batrachier mitgetheilt. In den jungen, noch unveränderten Chordazellen treten allmählich mit Flüssigkeit gefüllte Vakuolen auf, bisweilen mehrere in einer Zelle. Dann lassen sich an den Zellen unterscheiden: 1. eine äusserste, feste, leimgebende Hülle, 2. eine zweite, ebenfalls allseitig geschlossene, feinkörnige Schicht, das eigentliche Protoplasma, welches den Kern enthält, 3. die von diesem Protoplasma umschlossene Zellenflüssigkeit der Vakuolen. In den weiter entwickelten Theilen der Wirbelsaite schwindet dann das Protoplasma bis auf geringe Reste (Nr. 99 S. 338).

Ich habe die Entwickelung der Wirbelsaite bereits bis zu dem Zeitpunkte beschrieben, wo die Verwandlung des vierkantigen Stranges in einen runden beginnt (*Taf. IV—VI*). Ich bemerkte ebenfalls schon, dass der Querschnitt dabei aus einer viereckigen in eine aufrecht fassförmige und zuletzt in eine kreisrunde Gestalt übergeht. Dieser Veränderung der äusseren Form liegt eine entsprechende Umlagerung der Zellen zu Grunde. Dieselben waren vorher etwas quer gestreckt und lagen in zwei Schichten von mehreren Zellen Höhe

und je einer in der Breite so nebeneinander, dass die inneren Enden der beiderseitigen Zellen in der Medianebene sich berührten. Die genannte Umwandlung des Querschnitts entsteht nun wesentlich dadurch, dass die äusseren Zellenenden auf Kosten der inneren anschwellen; dabei werden natürlich die ersteren an den obersten Zellen aufwärts, an den untersten abwärts gegen die Medianebene verschoben, während die innern Enden von oben und unten sich gegen einen gemeinsamen Punkt zusammenziehen. Man kann daher sagen, dass die senkrechte Axe des Querschnitts der Wirbelsaite, in welcher alle Zellen zusammenstossen, sich in einen Punkt verwandele, in Folge dessen dieselben sich radiär um den gemeinsamen Richtungspunkt ordnen, also Kreisausschnitte des runden Querschnitts darstellen. Es fällt dieser Vorgang zusammen mit der selbstständigen Ablösung der Wirbelsaite von den Segmenten, welche ihrerseits während der festeren Verbindung ihre oberflächlichen Zellen (inneres Segmentblatt) gleichfalls ihre früheren Kanten abrunden, sodass zwischen den genannten Embryonalanlagen sehr deutliche Lücken entstehen, die mit klarer Flüssigkeit gefüllt erscheinen. Ich weiss für diese Vorgänge eine ganz bestimmte Erklärung nicht zu geben; immerhin glaube ich nicht zu irren, wenn ich dieselben als den Ausdruck der fortschreitenden Abnahme des einmal gelockerten früheren Zusammenhanges jener Embryonalanlagen betrachte, wodurch die Innigkeit der Verbindung zwischen den Elementen der einzelnen Anlagen, also der Wirbelsaite einerseits und der Segmente andererseits relativ zunimmt und als Zusammenziehung derselben mit Abrundung der Kanten erscheint. Wenn aber die Zellen der Wirbelsaite auf dem Querschnitte scheinbar eine Scheibe zusammensetzen, so ergibt sich aus den Längsschnitten, dass das Organ nicht wirklich aus einer Reihe hinter einander liegender Scheiben ähnlich einer Geldrolle besteht, sondern dass die zusammenstossenden Zellen unregelmässig zwischen einander eingreifen und so ein der Länge nach zusammenhängendes Gefüge bilden. Diese Umbildungen beginnen im vorderen und mittleren Rumpftheile und setzen sich alsdann wie die ganze Entwickelung desselben rückwärts fort, sodass man an einer Reihe von Durchschnitten eines und desselben Embryo alle Stufen der Ausbildung der Wirbelsaite antreffen kann: in der vorderen Rumpfhälfte die runde Form mit den scheinbar radiär angeordneten Zellen, weiter zurück die seitlich abgeplattete Form mit dem fassförmigen Durchschnitt, endlich im äussersten Schwanzende den noch ganz indifferenten, durch die Umgebung vierkantig gestalteten Strang. Bei der radiären Stellung der Zellen sammelt sich eine geringe Menge von

Pigment zwischen ihren Kernen und ihren Enden an, sodass die letzteren selbst davon frei bleiben; im Durchschnittsbilde der ganzen Wirbelsaite wird dadurch um die ungefärbte Mitte herum ein Kranz von Pigmentkügelchen erzeugt (*Taf. VI*). Die nun folgende Umbildung der Wirbelsaite beginnt ebenfalls in der vorderen Rumpfhälfte, um rückwärts fortzuschreiten. Zunächst theilen und vermehren sich die embryonalen Zellen, wobei sie in der Richtung der Körperaxe noch mehr zusammengedrückt und abgeplattet erscheinen, sodass die Kerne in derselben Richtung beinahe den ganzen Durchmesser der Zellen einnehmen (*Taf. X Fig. 182*). Wenn aber die Anlage des Schwanzes in Gestalt eines stumpfen Höckers sichtbar wird, entstehen im Innern der Zellen durch Schmelzung und Umbildung der Dottersubstanz deutlich begrenzte Massen einer klar durchsichtigen, halbflüssigen Substanz, welche in der Nähe der Kerne entstehen und erst allmählich gegen die Oberfläche der Wirbelsaite sich ausdehnen (*Taf. II Fig. 38, Taf. X Fig. 183. 184*). Dass in einer Zelle mehr als ein solches vakuolenartiges Gebilde auftrete, konnte ich bestimmt nicht nachweisen, da die einzelnen in der Umbildung begriffenen Embryonalzellen der Wirbelsaite sich nicht isoliren lassen; doch ist mir ein solches Verhalten aus einigen Durchschnittsbildern sehr wahrscheinlich geworden. Die Kerne werden von dieser Umbildung des Zelleninhalts nicht mit betroffen, sondern zur Seite gedrängt, sodass sie in der peripherischen, die klare Flüssigkeit (Vakuole) allseitig einschliessenden Dottersubstanz zu liegen kommen. Diese Vakuolen stimmen nach ihrer ersten Erscheinung in der Dottersubstanz der Embryonalzellen durchaus mit den Umbildungskugeln überein, welche, wie ich zeigte, im Centralnervensystem und in der Netzhaut die histiologische Sonderung einleiten. Da in der Dottersubstanz selbst und in der aufgenommenen Flüssigkeit, welche als embryonale Interstitialsubstanz den ganzen Körper durchzieht, lokale specifische Unterschiede anzunehmen nicht statthaft erscheint, so glaube ich, dass die in den Organanlagen verschieden entwickelten Formbedingungen, Gestalt, Masse und Lage der ganzen Anlagen und ihrer Elemente im Verhältniss zu ihrer Umgebung, kurz — das Formgesetz oder morphologische Moment die Verschiedenheit der histiologischen Sonderung in ihrem weiteren Verlaufe bestimmt, während die ersten Anfänge überall relativ gleich zu sein scheinen. Sehen wir die Umbildungskugeln in kenntlicher Grösse nur in einem beschränkten Gebiete der Netzhaut und im Centralnervensystem erst ganz allmählich den Bestand der ursprünglichen Embryonalzellen lösen, so geht eine solche Zerstörung in der Wirbelsaite in ganz anderer

Weise vor sich. Durch eine rapide Aufsaugung grosser Massen der genannten Interstitialflüssigkeit schwellen die Umbildungskugeln der Chordazellen so stark an, dass sie einen an den Kernen, welche je nach ihrer Lage eckig oder platt werden, deutlich nachweisbaren Druck auf die peripherischen Dotterschichten ausüben. In Folge dessen verschmelzen die letzteren, wo sie zusammenstossen, zu einfachen und hautartig festen Scheidewänden der Vakuolen, an deren freien Flächen anfangs eine zusammenhängende Schicht noch unveränderter Dottersubstanz mit punktirter Grundmasse und einzelnen Dottertäfelchen, worin die Kerne eingelagert sind, deutlich zu erkennen ist (*Taf. VIII. Fig. 155*); in dem Masse aber, als die klare Flüssigkeit zunimmt und die von ihr ausgefüllten Räume durch den gegenseitigen Druck sich vieleckig gestalten, schwindet jene dünne Dotterschicht an vielen Stellen, sodass sie nicht mehr blasenförmig geschlossen ist, sondern in einzelnen getrennten Stücken den Scheidewänden anliegt (*Taf. XI Fig. 197. 198*). Zuletzt schwinden auch diese letzten Reste der Dottersubstanz im Innern der Wirbelsaite, welche sich noch am längsten in den Ecken, wo die Scheidewände zusammenstossen, erhalten. Da nun die Kerne in diesen Dotterresten lagern, müssen sie dort, wo dieselben vollständig aufgelöst wurden, frei werden und erscheinen dann an den Flächen der Scheidewände platt und wandständig. In den Ecken erhalten sie eine denselben entsprechende Form und sind alsdann meist unzweifelhaft in die Substanz der in jenen Ecken zusammenstossenden Scheidewände eingeschlossen, sodass ich daraus schliesse, dass dort die Dotterreste nicht in der Flüssigkeit aufgelöst wurden, sondern sich der homogenen Substanz der Scheidewände anpassten, so wie diese ursprünglich aus den peripherischen Dotterschichten der Embryonalzellen hervorgingen (*Taf. X Fig. 185. 186*). Anders als im Innern gestalten sich die Verhältnisse an der Oberfläche der Wirbelsaite. Die peripherischen Dotterschichten der Embryonalzellen, welche die Aussenwand der Wirbelsaite zusammensetzen, verschmelzen während der Ausbildung der an die Stelle der Zellen tretenden, mit Flüssigkeit gefüllten Räume zu einer kontinuirlichen Schicht, welche viel dicker ist, als die Dotterreste an den Scheidewänden und auch mehr Kerne enthält. Von Zellen kann in jener Chordarinde nicht mehr die Rede sein; denn da die vakuolenartigen Räume schon zur Zeit, wann die Zellengrenzen an der Oberfläche der Wirbelsaite noch deutlich sind, ausnahmslos in diesen peripherischen Zellen angetroffen werden, so ist es klar, dass die Aussenwand der in der Umbildung begriffenen Wirbelsaite nur aus den peripherischen Dotterresten der bezeichneten Zellen hervorgeht, wobei der

grössere Theil der früheren Zellenkerne in diese Aussenwand gedrängt wird (*Taf. X Fig. 184, Taf. VIII Fig. 155*). Wo die hautartigen inneren Scheidewände auf diese Aussenwand stossen, bildet die letztere als Ansatzstellen jener Innenwände leistenartige Vorsprünge, deren Entwickelung als Zwischenräume zwischen den rundlichen Vakuolen aus den Abbildungen hinlänglich erhellt (*Taf. XI Fig. 197. 198, Taf. X Fig. 185. 186*). In dem Masse als die Aussenwand bei der folgenden Ausdehnung der inneren Chordasubstanz zwischen diesen Leisten sich verdünnt, werden die meisten Kerne in die letzteren verdrängt und dort bisweilen eckig geformt, während die wenigen in der dünnen Wand liegen bleibenden Kerne sich abplatten, gerade so wie es im Innern der Wirbelsaite geschieht. Während des Uebergangs aus der embryonalen Periode zur ersten Larvenperiode bildet sich die oberflächliche Schicht der Aussenwand der Wirbelsaite zu einer anfangs dünnen, festen und homogenen Masse um, welche stärker lichtbrechend ist als die innere Lage, deren Aussehen nach dem Schwunde der Dotterplättchen protoplasmaähnlich wird. Da diese beiden Schichten der Aussenwand zuerst nicht scharf getrennt erscheinen, und die innere überhaupt nicht aus Zellen besteht, so lässt sich meiner Ansicht nach die Bildung der äusseren Schicht mit den Kutikularausscheidungen wirklicher Zellenschichten nicht vergleichen. Ich sehe darin vielmehr denselben Vorgang lokaler Umbildung der äussersten Dotterschichten wie bei der Bildung der inneren Scheidewände, wo sich ebenfalls eine homogene, kutikulaähnliche Substanz von einer protoplasmatischen sondert. Jene äusserste Schicht der Wirbelsaite nimmt jedoch in der Folge an Mächtigkeit und Konsistenz so sehr zu, dass sie als selbstständige, von der inneren protoplasmatischen Schicht gesonderte Scheide der Wirbelsaite angesehen werden kann (*Taf. XI*). Diese von der ursprünglichen Wirbelsaite allein abstammende Hülle nenne ich zum Unterschiede von einer weiter unten zu erwähnenden äusseren die innere Scheide der Wirbelsaite. In der späteren Larvenzeit treten an ihr sehr scharfe Querstreifen auf, und diesen entsprechend zerfällt sie schon an Weingeistpräparaten bei der Behandlung unter Wasser in schmale ringförmige Bänder. Aber auch die innere protoplasmatische Schicht der ursprünglichen Aussenwand der Wirbelsaite bleibt nicht unverändert. Zur Zeit, wann die knorpeligen Wirbelstücke sich entwickeln, sehe ich an Durchschnitten sehr deutlich, dass die inneren Scheidewände nicht mehr unmittelbar in die leistenförmigen Vorsprünge jener Schicht übergehen, sondern an deren Kanten sich in zwei Lamellen theilen, von denen jede an der betreffenden Seite der Leiste hinab-

läuft und sich an der freien Fläche der bereits ungemein dünnen protoplasmatischen Schicht fortsetzt, um an der nächsten Leiste wieder in eine Scheidewand überzugehen. Man kann also annehmen, dass ebenso wie an der Aussenfläche der Chordarinde sich die innere Chordascheide absonderte, auch an der Innenseite im Anschlusse an die Scheidewände eine dünne homogene Membran entsteht, welche die mit Flüssigkeit gefüllten Fächer nach aussen abschliesst und beim Uebergange auf die inneren Scheidewände furchenartig eingezogen ist (*Taf. X Fig. 186. 195*). Sie bildet also mit diesen Scheidewänden ein kontinuirliches Ganze, das nach aussen vollkommen abgeschlossene Gerüst des sogenannten Gallertkörpers der Wirbelsaite. Den Zwischenraum zwischen diesem und der inneren Chordascheide füllt die protoplasmatische Schicht aus, welche also in die furchenartigen Einziehungen mit entsprechenden Leisten vorragt, in denen die sich vermehrenden Kerne vorherrschend sich ansammeln; in der Flächenansicht bilden daher diese mit Kernen reichlich durchsetzten Leisten ein Netzwerk, in dessen Maschen nur wenige platte Kerne anzutreffen sind. Von diesem Verhalten der protoplasmatischen Rindenschicht der Wirbelsaite überzeugt man sich auch leicht, wenn man die innere, aus dem geschlossenen Fachwerke bestehende Masse der Wirbelsaite, welche ich nach dem Vorgange anderer Forscher ebenfalls den Gallertkörper nennen will, von der Chordascheide abtrennt. Meist bleiben dabei allerdings die ganzen Leisten mit der sie bekleidenden Membran an der Chordascheide hängen, während die Scheidewände abreissen und die peripherischen Fächer nach aussen geöffnet werden. Häufig fand ich aber bei dem angegebenen Versuch nur die Kerne mit der sie umhüllenden protoplasmatischen Masse an der Innenfläche der Scheide, während die dünneren peripherischen Fortsetzungen der Scheidewände des Gallertkörpers mit diesem im Zusammenhange blieben und ihn auch nach seiner Isolirung an der Oberfläche vollkommen abschlossen. — Auf diese Weise ist die ursprünglich aus Zellen bestehende Wirbelsaite in drei leicht zu unterscheidende Theile verwandelt, in den inneren Gallertkörper, die ihn zunächst umgebende protoplasmatische Rindenschicht* und die an die letztere

* Doch will ich nicht behaupten, dass die protoplasmatische Rindenschicht der Unkenlarven später ebenso vollständig und kontinuirlich bleibt, als sie anfangs erscheint. An Durchschnitten lässt es sich wegen der ungemeinen Dünnheit der Schicht zwischen den leistenförmigen Verdickungen überhaupt nicht nachweisen, und in der Flächenansicht fand ich das punktirte Aussehen, welches auf das Protoplasma schliessen lässt, beständig nur in der Umgebung der Kerne, vermisste es aber grösstentheils in den Maschen des oben bezeichneten Netzwerkes.

sich anschliessende innere Chordascheide, von denen keiner mehr zelliger Natur ist. Von der Scheide versteht es sich von selbst, und für die protoplasmatische Rindenschicht habe ich es bereits nachgewiesen. Ebenso wenig kann ich die Fächer des Gallertkörpers als Zellen gelten lassen, da die Zusammensetzung von Zellenleib und Kern an ihnen nicht mehr besteht. Einmal können die Scheidewände, da sie niemals doppelt sondern stets einfach erscheinen, nicht mehr den durch sie geschiedenen Massen beigezählt werden, sondern bilden ein kontinuirliches, für sich bestehendes Fachwerk, sodass für den Nachweis von Zellen nur jene von demselben eingeschlossenen Massen in Betracht kommen können. Diese bestehen nach dem Schwunde der Dottersubstanz nur aus der gallertigen Flüssigkeit, in welcher die Kerne zum weitaus grössten Theile fehlen, da sie theils in die Substanz der Scheidewände, theils in die Rindenschicht gerathen sind. Diese Ausscheidung der Kerne aus der überwiegenden Zahl jener eingeschlossenen Massen oder der bisher so genannten Chordazellen entscheidet, wie mir scheint, die Frage nach ihrer Zellennatur in verneinendem Sinne, selbst solange noch Dotterreste in ihnen vorkommen; was aber für die meisten von ihnen gilt, wird für die wenigen anderen desshalb, weil zufällig Kerne in ihnen zurückblieben, nicht in Abrede gestellt werden können, da für eine Lebensthätigkeit dieser Massen als solcher nicht der geringste Umstand spricht. Dass die Kerne für sich allein, solange sie wohl erhalten sind, ebensowohl im Gallertkörper wie in der protoplasmatischen Rindenschicht lebensfähig bleiben, werde ich später nachweisen. Dies ändert aber natürlich nichts an der Auffassung der ganzen im Fachwerke eingeschlossenen Massen.

Diese Ergebnisse über die Umbildung der embryonalen Wirbelsaite habe ich, soweit sie von den bisher darüber vorgetragenen Ansichten wesentlich abweichen, erst nach häufig wiederholter Prüfung des Gegenstandes festgestellt, wobei ich ausser der Unke und gemeinen Kröte noch die Salamandrinen zur Untersuchung zog, deren Wirbelsaite ich aber auf den bisher betrachteten Entwickelungsstufen nur in nebensächlichen Dingen von derjenigen der Unke unterschieden fand (*Taf. X Fig. 195*). Ich erwähne daher bloss, dass in den Embryonen des Erdsalamanders die protoplasmatische Rindenschicht stärker ist, ihre Kerne, vielleicht in Folge frühzeitiger Theilungsvorgänge, zahlreicher erscheinen und die Dotterreste im Gallertkörper lange erhalten bleiben, während die Tritonen in dieser Hinsicht ohngefähr die Mitte zwischen dem Erdsalamander und der Unke halten. Die wesentlichen Unterschiede beider

Batrachiergruppen in der Entwickelung ihrer Wirbelsaite stellen sich erst später ein, nachdem die Bildung der Wirbelsäule begonnen hat, kommen daher erst bei der Besprechung der letzteren zur Erörterung.

Man braucht nur die aufeinanderfolgenden Bilder der geschilderten Umbildung der Wirbelsaite zu vergleichen, um einzusehen, dass dieser Vorgang nothwendig eine Vergrösserung des ganzen Organs und zwar zuerst vorherrschend eine Verlängerung desselben hervorrufen müsse, da an die Stelle der scheibenförmigen Embryonalzellen mit ihrem kurzen sagittalen und bedeutend grösseren Querdurchmesser die grossen Höhlen oder Fächer mit allseitig ziemlich gleichem Durchmesser getreten sind. Selbstverständlich ist eine solche Längenausdehnung der Wirbelsaite ohne eine entsprechende Verlängerung des ganzen Embryo nicht möglich. Und wenn man weiter überlegt, dass die Wirbelsaite sowohl mit dem Rückenmarke als dem Axenstrange des Darmblattes und durch diesen, wie ich später zeigen werde, mit den Segmenten im Zusammenhange bleibt, so muss man annehmen, dass die Umbildung der Wirbelsaite mit der Längenausdehnung des ganzen Embryo nicht nur im allgemeinen sondern in jedem einzelnen Abschnitte durchaus Hand in Hand geht. Damit stimmen auch alle Erscheinungen vollständig überein. Ich zeigte in der Entwickelungsgeschichte des mittleren Keimblattes, dass zuerst der Vorderkörper sich verlängert und zwar nach vorn auswächst, dass darauf der mittlere Rumpftheil dieser Umbildung unterworfen wird, und in Uebereinstimmung mit der rückwärts fortschreitenden Segmentirung ganz zuletzt der Schwanz auszuwachsen beginnt (*Taf. II*). Was nun bei diesen Vorgängen aus den verschiedenen Lageveränderungen, aus der Ausdehnung des Vorderdarms, aus der Verlängerung der Dotterzellenmasse u. s. w. erschlossen wurde, lässt sich aber noch einfacher an den leicht zu konstatirenden Umbildungen der Wirbelsaite übersehen. Die Vakuolen erscheinen zuerst über dem Vorderdarme, dann über dem Mitteldarme, während der kaudale Abschnitt der Wirbelsaite noch in der ersten Larvenperiode das Aussehen zeigt, welches dem flüchtigen Blicke geldrollenähnlich erscheint, und gegen das Ende hin noch seitlich zusammengedrückt ist. Daraus ergibt sich aber, dass und wie die histiologische Sonderung auch über ihre nächste Umgebung hinaus von allgemeinen morphologischen Vorgängen abhängig sein kann. – Das hinterste Ende der Wirbelsaite ist übrigens so lange, als die Vakuolenbildung dasselbe noch nicht erreicht hat, nicht spitz oder nur verjüngt, sondern bei der seitlichen Abplattung in der Medianebene verbreitert (*Taf. II Fig. 38*). Eine abge-

rundete Spitze entwickelt sich erst, wenn der Umbildungsprocess bis ans Ende vorgedrungen ist, besteht also nicht schon in dem hervorwachsenden Schwanze, wie v. BAMBECKE meint (*Taf. XII Fig. 213*). Jene runde Spitze krümmt sich alsdann sehr häufig aufwärts.

An die ursprüngliche, bisher allein betrachtete Wirbelsaite schliesst sich schon während des Ueberganges des Embryo in den Larvenzustand ein Gebilde an, dessen ferneres Verhalten es rechtfertigt, wenn man es weiterhin als zur Wirbelsaite gehörig betrachtet. Es wurde schon erwähnt, dass die Anlage der Wirbelsaite in dem Masse, als sie sich aus der ursprünglichen ohngefähr vierkantigen Gestalt in einen cylindrischen Strang umbildet, sich von dem gleichfalls abgerundeten inneren Rande der Segmente, also von dem unteren Theile des späteren inneren Segmentblattes trennt, sodass sie von demselben jederseits nur tangential berührt wird. Sowie aber dessen ursprünglich fest zusammengefügte Embryonalzellen in Folge eines weiter unten zu betrachtenden Vorganges (vgl. den folgenden Abschnitt) zu einem lockeren Zusammenhange auseinandertreten, füllen sie auch die Lücken aus, welche zwischen dem Rückenmarke, der Wirbelsaite und dem Axenstrange des Darmblattes einerseits und den Segmenten andererseits entstanden waren, sodass die Wirbelsaite von den angrenzenden innern Segmentblättern wiederum eng umschlossen wird (*Taf. VII*). Sie bestehen alsdann aus einem Zellennetze, welches durch Dotterbildungszellen ergänzt und erweitert, endlich die ganze Oberfläche der Wirbelsaite überzieht und in dieser Ausdehnung sich in der Folge vollständig von den übrigen Segmenttheilen ablöst, um der Wirbelsaite eng anliegend eine röhrenförmige Scheide um dieselbe zu bilden — die äussere Chordascheide (*Taf. X Fig. 187, Taf. XI Fig. 197. 198*). Ihre durch vielfache Fortsätze netzförmig zusammenhängenden Zellen platten sich von Anfang an unter dem Einflusse der sich ausdehnenden Wirbelsaite immer mehr ab; dabei werden sie nebst ihren ursprünglich fadenförmigen Fortsätzen immer breiter, die sie trennenden Lücken runder und kleiner, und endlich verschmelzen sie zu einer kontinuirlichen Schicht, in welcher nur noch die stark abgeplatteten, daher blassen und scheinbar grossen Kerne den Bestand der früheren Zellen andeuten (*Taf. X Fig. 181. 188. 189*). Zugleich hat auch die Umbildung der Dottersubstanz zu einer fein punktirten protoplasmatischen Masse begonnen und zwar in der Weise, dass davon zuerst die ursprünglich peripherischen Zellentheile ergriffen werden, so dass die Dotterreste sich am längsten in der unmittelbaren Umgebung der Kerne erhalten. Diese Kerne theilen sich viel-

fach, und offenbar stehen damit die mannigfaltigen Formen im Zusammenhange, welche man neben den ursprünglichen runden und ovalen häufig antrifft; auch bemerkte ich nicht selten kleinere und grössere helle Stellen im Innern der Kerne, welche bei geringem Umfange und mehrfacher Zahl als das imponiren, was man gewöhnlich als Kernkörperchen bezeichnet, während die verhältnissmässig grossen Flecke, die mit den ersteren von gleicher Beschaffenheit zu sein schienen, an die tropfenartigen Gebilde erinnern, welche ich als Umbildungskugeln in mehreren Organanlagen beschrieb und noch beschreiben werde. Dass jedoch dadurch die Zerstörung eines gewissen Theils der Kerne angedeutet werde, muss ich bezweifeln, da mir weitere Stufen einer solchen nicht zu Gesicht kamen. Während der andauernden Theilung und Vermehrung der Kerne nimmt die Mächtigkeit der ganzen Scheide in der zweiten Larvenperiode ansehnlich zu, sodass die Kerne nicht mehr in einfacher, sondern in mehrfacher Lage angeordnet sind. Im Durchschnitte eines ganzen Embryo grenzt sich das Gewebe der äusseren Scheide gegen das umgebende Bildungsgewebe weniger scharf ab, als man es nach seiner Entstehung erwarten sollte; immerhin unterscheidet es sich von demselben durch sein dunkleres Aussehen, da ihm die klar durchsichtige Intercellularsubstanz des Bildungsgewebes fehlt*, und durch die Menge der im Durchschnittsbilde stabförmig erscheinenden platten Kerne, während die Zellenkerne und ganzen Zellen des Bildungsgewebes stets rundlich und spindelförmig erscheinen. Präparirt man aber die Wirbelsaite einer beliebigen Larve vor oder nach dem Erscheinen der knorpeligen Wirbelstücke heraus, so bleibt ihre äussere Scheide ausnahmslos mit der inneren in Zusammenhang und trennt sich ganz rein und leicht von dem umgebenden Gewebe, worauf es am Rande eine ganz scharfe äussere Grenzlinie zeigt. Zwischen beiden Chordascheiden erkennt man zur Zeit, wo dieselben eine gewisse Mächtigkeit erlangt haben, eine äusserst dünne, scheinbar homogene Membran, welche ich aber nicht zu isoliren vermochte. Bei der Trennung beider Chordascheiden blieb sie an der äusseren hängen, wesshalb ich sie mit W. Müller für ein von der letzteren abgesetztes Produkt halte.

Der Kopftheil der Wirbelsaite verhält sich bis auf seine von Anfang an

* Dies ist wohl auch der Grund, warum die Karminfarbe, welche die Intercellularsubstanz des Bildungsgewebes nicht oder wenig angreift, die Grundsubstanz der äussern Chordascheide leicht färbt.

schmächtigere Gestalt im wesentlichen ebenso, wie der Rumpf- und Schwanztheil. Die Wirbelsaite wird im Kopfe ebenso wie im Rumpfe von den inneren oder den Stammsegmenten eingefasst, welche ebenfalls aus ihren medialen, der Wirbelsaite zunächst gelegenen, also den inneren Segmentblättern des Rumpfes entsprechenden Theilen ein lockeres Gewebe bilden (*Taf. XIII—XV*). Da dieses aus zackigen, durch ihre Fortsätze netzförmig mit einander anastomosirenden Embryonalzellen bestehende Gewebe, dessen weite Zwischenräume von der bezeichneten Intercellularflüssigkeit eingenommen sind, die Lücken zwischen den deutlich umschriebenen Anlagen bestimmter Organe und Gewebstheile ausfüllend zur Grundlage verschiedener Gewebe des entwickelten Thieres wird, so will ich es als interstitielles Bildungsgewebe bezeichnen. Ein solches entsteht nicht ausschliesslich aus den inneren Segmenten, sondern an andern Stellen auch aus den äusseren; doch haben wir es zunächst nur mit den ersteren zu thun. Da der Haupttheil des ersten inneren Kopfsegments, wie ich es früher beschrieb, von der Spitze der Wirbelsaite aus nach vorn zwischen Augapfel und Vorderhirn auswächst, andererseits eine Muskelbildung im zweiten Segmente nicht vorkommt, so ist es begreiflich, dass das Vorderende der Wirbelsaite eigentlich nur von jenem interstitiellen Bildungsgewebe umhüllt wird, welches abwärts an das Darmblatt, seitlich an die deutlich unterscheidbaren Anlagen der äusseren Segmente grenzt und aufwärts sich in einer dünneren Lage zwischen die letzteren und das Hirn fortsetzt (*Taf. XIII—XV, XVII Fig. 304*). Dieses Gewebe liefert die äussere Chordascheide zunächst in einer einfachen Schicht abgeplatteter und später mit einander verschmelzender Zellen, wie es bereits beschrieben wurde (*Taf. X Fig. 181*). Daran schliesst sich allseitig, jedoch mit einer gewissen Abgrenzung, das weitmaschige Gewebe, welches in seinen obersten und tiefsten Schichten für das Stammskelet nicht in Betracht kommt, weil daraus die zwischen dem letzteren und einerseits dem Centralnervensystem, andererseits dem Darmkanal des entwickelten Thieres befindlichen Theile (Bindegewebe, Gefässe, Nerven) hervorgehen. In den äusseren Seitentheilen des interstitiellen Bindegewebes erscheint nun während der ersten Larvenperiode, wenn der Darmkanal die ersten Krümmungen zeigt, eine Anzahl von embryonalen Blut- oder Dotterbildungszellen *, welche

* Ich habe diese letztere Bezeichnung gewählt, weil die betreffenden Zellen als fertige Blutzellen noch nicht betrachtet werden können, sondern in derselben Gestalt sich in verschiedene Gewebe verwandeln, andererseits aber zum Unterschiede von den Embryonalzellen nicht aus dem eigentlichen Keime, sondern von den Dotterzellen abstammen.

alsdann durch ihre Grösse, die kugelrunde oder ovale Gestalt ohne alle Fortsätze oder Spitzen und durch die noch vollständige Anfüllung mit Dotterplättchen im allgemeinen von allen übrigen Embryonalzellen leicht unterschieden werden können. Wie diese Dotterbildungszellen aus den Blutbahnen in das interstitielle Bildungsgewebe gelangen, soll später erläutert werden. Ihre erste Ansammlung zeigt sich an beiden Seiten der Chordaspitze in einer geringen Entfernung von derselben und wächst durch fortdauernde Anlagerung neuer Elemente jederseits zu einer Spange aus, welche den Basaltheil des Vorderhirns bogenförmig umfasst und dann etwas abwärts geneigt zur Seite der anatomischen Hirnbasis unter dem Sehnerven nach vorn sich erstreckt (*Taf. XVI Fig. 303*, *Taf. XVII Fig. 314—316*, *Taf. XXI Fig. 377*). Es erhellt aus den früheren Mittheilungen über die topographische Anordnung der Kopfanlagen, dass die bezeichneten Spangen dem Verlaufe des ersten inneren Segmentpaares, genauer dessen innerem unteren Rande folgen. Doch soll ihr weiteres Verhalten erst später, namentlich mit dem ganzen Kopfe ausführlich behandelt, und hier nur ihre Wurzel als der Ausgangspunkt und das vordere Ende der Anlagen der hinteren Schädelbasis in den Kreis der Untersuchung gezogen werden. Von jener Ursprungsstelle der bezeichneten Spangen neben der Chordaspitze setzt sich nämlich die eigenthümliche, gleich näher zu schildernde Zellenansammlung jederseits in einem schmalen Streifen rückwärts fort und wird eben zur Grundlage der Schädelbasis von der den Hirnanhang aufnehmenden Sattelgrube an, welche ja unmittelbar vor der Chordaspitze entsteht, bis zum ersten Rumpfwirbel (*Taf. XVIII Fig. 324*). — Indem die Dotterbildungszellen in den weiten Maschen des interstitiellen Bildungsgewebes sich ablagern und sie ausfüllen, auf diese Weise aber auch die Zellen desselben in ihre Masse einschliessen, bilden sie innerhalb dieses lockeren Gewebes kompakte Platten, welche durch die dichte Aneinanderfügung ihrer Zellen und die damit verbundene Ausschliessung der flüssigen Intercellularsubstanz sich hinlänglich von dem umgebenden Gewebe unterscheiden (*Taf. X Fig. 181*). Andererseits sind sie während längerer Zeit ebenso deutlich von der äusseren Chordascheide und ihren Umbildungsprodukten gesondert. Bevor die Platten sich in Knorpel verwandeln, besteht nämlich die äussere Chordascheide noch immer nicht aus vollständigen Zellen, sondern aus der durch die Verschmelzung der Embryonalzellen entstandenen kontinuirlichen Grundmasse mit den eingelagerten freien und platten Kernen. Ausserdem liegen die letzteren koncentrisch um die Wirbelsaite. Die Zellen der seitlichen Platten sind dagegen

durch ihre Aneinanderlagerung rundlich eckig geworden und entsprechend dem Zuge des früheren Bildungsgewebes mit ihren längsten Durchmessern meist schräg von aussen gegen die Seiten der Wirbelsaite gerichtet. Nachdem aber die Knorpelbildung eingetreten ist, erhält sich noch immer darin, dass dieselbe in der äusseren Chordascheide zum Theil später als in den Seitenplatten, zum Theil aber gar nicht erfolgt, eine Andeutung des zweifachen Ursprungs der hinteren Schädelbasis, nämlich aus zwei lateralen Platten und einem axialen Theile, zu dessen Herstellung übrigens nicht nur die äussere Chordascheide, sondern in geringerem Masse auch die Wirbelsaite selbst einen bleibenden Beitrag liefert.

Was nun die Knorpelbildung der hinteren Schädelbasis betrifft, so geht sie in den bezeichneten Seitenplatten ganz einfach vor sich. Die daselbst überwiegenden Dotterbildungszellen sind so wie die übrigen Embryonalzellen membranlos und fügen sich so eng zusammen, dass ich, wie erwähnt, eine besondere Zwischensubstanz nicht unterscheiden kann. Während nun ihre Dottersubstanz durch Auflösung der Dotterplättchen sich aufzuklären beginnt, zeigt sich statt des bisherigen zarten Umrisses ein scharfgezeichneter doppelt konturirter Saum, der Ausdruck einer starken, aus der oberflächlichen Dotterschicht entstandenen Hülle oder Kapsel. Ist die Dottersubstanz ganz aufgelöst, so erscheint die Zellsubstanz innerhalb der Kapsel hell, durchsichtig, der Kern mehr oder weniger rund. Während die nunmehr fertigen Knorpelzellen mit ihren Kapseln sich ansehnlich vergrössern und durch Theilung vermehren, bilden sich zwischen ihnen, namentlich um die Ecken herum, deutliche Lücken, welche in einen kontinuirlichen Zwischenraum zusammenfliessen und mit einer ziemlich festen Intercellularsubstanz angefüllt erscheinen. Wo der Knorpel an das interstitielle Bildungsgewebe anstösst, bildet diese seine Intercellular- oder genauer gesagt Interkapsularsubstanz einen fortlaufenden Saum, welcher sich bestimmt, wenn auch mit zarter Linie gegen die flüssige Intercellularsubstanz jenes Gewebes abgrenzt. Wenn daher die Knorpelkapseln als von den Zellenleibern abgelöste Schichten, die Interkapsularsubstanz als unmerkliche Abscheidung derselben Zellen entstanden gedacht werden müssen, so sehe ich mit Gegenbaur (Nr. 88 S. 12) in der Entstehung beider Substanzen ebenso wenig einen triftigen Grund zu ihrer principiellen Unterscheidung wie in ihrem Verhalten im fertigen Knorpel, wo die Kapseln bei der Zellentheilung, von welcher sie nicht mit betroffen werden, aus der Interkapsularsubstanz ergänzt werden. Beide Gebilde zusammen bilden also die eigentliche Intercellularsubstanz des

Knorpels. — An der Oberfläche der knorpelig werdenden Schädelbasis findet sich eine dünne Zellenlage von anderer Beschaffenheit. An senkrechten Durchschnitten, an denen allein sie sicher unterschieden werden kann, hat es den Anschein, als wären dort spindelförmige oder etwas abgeplattete Kerne in eine kontinuirliche Grundmasse eingebettet. Sie dürfte daher aus der die Knorpelanlage nach aussen abschliessenden Grenzschicht des interstitiellen Bildungsgewebes und zwar durch eine ähnliche Verschmelzung ihrer Zellen entstanden sein, wie ich sie an der äusseren Chordascheide beschrieb und noch von anderen Anlagen (vordere Schädelbasis, Schulterblatt) beschreiben werde. Beim Isoliren des Knorpels bleibt diese peripherische Zellenschicht, die Anlage des Perichondriums, ausnahmslos mit demselben in Zusammenhang, wie es namentlich leicht und deutlich an den Knorpelstücken der Rumpfwirbelsäule sich nachweisen lässt. Da nun die Gesammtanlage des Knorpels von den Erzeugnissen des umgebenden interstitiellen Bildungsgewebes nicht durch den verschiedenen Ursprung ihrer Substrate sondern nur durch die weitere histiologische Umbildung sich unterscheidet, so darf das Perichondrium nach seiner ersten Zusammensetzung und Verbindung stets nur zu seiner knorpeligen Unterlage, nicht aber zu dem ausserhalb derselben entstehenden Bindegewebe gerechnet werden (vgl. den folgenden Abschnitt).

Wenn die Seitenplatten der hinteren Schädelbasis in ziemlich einfacher Weise knorpelig werden, so ist die Bildung eines sie verbindenden axialen Knorpelstreifens an Stelle der Wirbelsaite und ihrer äusseren Scheide etwas umständlicher (*Taf. IX*). Zunächst werden die Seitentheile der äussern Chordascheide, welche mit ihrer ganzen Fläche an die Seitenplatten anstossen, gleichfalls frühzeitig knorpelig und verschmelzen mit den letzteren zu einem kontinuirlichen Gewebe. Doch ist für die Beobachtung dieser Knorpelbildung die Schädelbasis kein günstiges Objekt, und verweise ich daher auf die Beschreibung dieser Vorgänge an andern Stellen, wo die äussere Chordascheide leicht frei gelegt werden kann. Nachdem nun ihre Seitentheile zu Knorpel geworden, sind die übrigen Veränderungen des Axentheils der Schädelbasis in dessen vorderen und hinteren Abschnitten verschieden. An der Spitze der Wirbelsaite wird die Chordascheide alsbald auch oben und unten in Knorpel verwandelt, sodass die erstere allseitig von Knorpel eingeschlossen und durch eine starke Entwickelung desselben von den Seiten her zu einer senkrechten Platte zusammengepresst wird, welche bei oberer Ansicht der Schädelbasis wie ein feiner Faden aussieht (*Taf. IX Fig. 167, Taf. XVIII Fig. 324. 329*). Bei

dem fortgesetzten Drucke verschwindet die Spitze der Wirbelsaite endlich ganz, sodass die letztere nunmehr eine Strecke hinter dem Hirnanhange aufhört. Im mittleren und hinteren Abschnitte des in Rede stehenden Schädeltheiles erhält sich die Wirbelsaite bei der oberen Ansicht scheinbar viel länger intakt; doch lehren Querdurchschnitte, dass ihre Atrophie dort viel früher eintritt, als man bei jener Ansicht erkennt. Gleich hinter der seitlich abgeplatteten Spitze der Wirbelsaite unterbleibt in einem kurzen Stücke die Verknorpelung an der Oberseite der äusseren Scheide; sie wird dabei hautartig und schliesst sich seitlich an das Perichondrium der Seitenplatten an, sodass die Wirbelsaite nach Entfernung dieser Haut wie in einer Mulde nackt zu Tage liegt (*Taf. IX Fig. 173*). Dieses Verhältniss ändert sich auch nicht, während das betreffende Stück der Wirbelsaite atrophirt; und wenn die Mulde dabei flacher wird, so geschieht dies zunächst nicht durch Verdickung ihres Bodens, welcher vielmehr unverändert dünn bleibt, sondern durch Verdünnung der seitlichen Knorpelplatten. So erscheint also die Wirbelsaite bei ihrer Atrophie in dem mittleren Theile der hinteren Schädelbasis nicht wie an der Spitze von den Seiten, sondern von oben nach unten zusammengefallen und muss daher bei oberer Ansicht in geringerem Grade zurückgebildet aussehen, als sie es in der That ist. Im hinteren Abschnitte der Schädelbasis entwickelt sich ihr Axentheil in ähnlicher Weise aber in umgekehrter Ordnung, sodass die Mulde nicht an der Oberseite, sondern an der Bauchseite entsteht (*Fig. 169. 175*). Dort lagen vorher die Muskelbündel, welche aus dem dritten und vierten inneren Segmentpaare hervorgingen, der Wirbelsaite von beiden Seiten eng an (*Taf. XV Fig. 273—276*); und wenn sie von den über ihnen entstehenden knorpeligen Seitenplatten abwärts und rückwärts verdrängt werden, so mag doch ihre frühere Lage die Ursache sein, dass jene Platten in ihrem hintersten Theile dicht hinter den Gehörorganen sich bereits über das übrige Niveau erheben und schräg von aussen und oben auf die Wirbelsaite oder vielmehr auf deren äussere Scheide stossen. Daher greifen sie mit einem medialen Rande auf deren Oberseite über und laufen seitlich, noch bevor sie die Bauchseite erreicht, gleichfalls mit einem zugeschärften Rande aus. Die äussere Chordascheide bleibt in diesem Abschnitte der Schädelbasis nur an der Bauchseite häutig; die übrigen oberen und seitlichen Theile verdicken sich, während sie knorpelig werden, ansehnlich, sodass man leicht erkennt, wie ihre Zellen entsprechend den früheren Kernen in einigen zur Wirbelsaite koncentrischen Lagen angeordnet sind (*vgl. Taf. IX Fig. 170. 176*). Da diese Knorpel-

zellen der Chordascheide zudem kleiner sind als diejenigen der Seitenplatten und ihre Intercellularsubstanz dunkler erscheint und sich intensiver färbt als in jenen Platten, so lässt sich dort der Axentheil der Schädelbasis zu jeder Zeit von den Seitentheilen unterscheiden. Dieses sehr deutliche Verhalten im hintersten Abschnitte der Schädelbasis, welches sich innig an dasjenige der ersten Wirbel anschliesst, nähert sich nach vorn insofern dem umgekehrten Verhältnisse in der Mitte der Schädelbasis, als die seitlichen Knorpelplatten allmählich tiefer sinken und in dem Masse, als sie sich der Bauchseite der Wirbelsaite nähern, deren Oberseite wieder ganz der knorpeligen äusseren Scheide überlassen, welche aber an derselben Stelle unten noch häutig ist. Soll nun diese Lage der Wirbelsaite in die umgekehrte übergehen, wie ich sie für den mittleren Abschnitt der Schädelbasis beschrieb, so erhellt, dass die Wirbelsaite an der Uebergangsstelle zugleich oben und unten entweder von Knorpel eingeschlossen oder nur von der häutigen Scheide bedeckt sein müsse. In der That ist nun das letztere der Fall (*Fig. 164. 168. 174*). In der Mitte des Larvenlebens ist an der bezeichneten Stelle die Kontinuität des Knorpels sowohl in der oberen wie in der unteren Mittellinie unterbrochen und die Lücke nur von der Wirbelsaite und dem häutigen Rücken- und Bauchtheile ihrer äusseren Scheide ausgefüllt. Gegen das Ende der Larvenmetamorphose aber, wenn die Wirbelsaite in der hinteren Hälfte ihres Kopftheils durch die Verdickung des sie überdeckenden Knorpels an die Visceralfläche der ganzen Schädelbasis verdrängt und von oben her abgeplattet wird, füllt sie jene Lücke im Knorpel nur theilweise aus, indem sie dort gleichsam selbst den Boden der muldenförmigen Vertiefung bildet, in welcher sie weiter nach vorn hin eingebettet liegt. Der Eindruck, welchen der Mediandurchschnitt einer solchen Schädelbasis hervorruft, lässt sich so bezeichnen, dass die Wirbelsaite die Axe der knorpeligen Schädelbasis schneidet und dieselbe unterbricht, um von deren unterer Fläche (hinten) an die Oberseite (vorn) zu gelangen (*Fig. 165*). Denkt man sich nun die knorpelige Decke der Wirbelsaite im Hinterkopfe mit ihrer knorpeligen Unterlage im vorderen Abschnitte der Schädelbasis fortlaufend verbunden, was thatsächlich während des völligen Schwundes der Wirbelsaite und unter gleichzeitiger Ausgleichung der sie früher beherbergenden Furchen geschieht, so wird die nunmehr kontinuirliche Knorpeltafel der hinteren Schädelbasis immerhin an der Stelle der vorher bestandenen Lücke eine gewisse Knickung von hinten und oben nach vorn und unten zu erkennen geben, wie ich es auch bei jungen, vollständig entwickelten Unken finde (*Fig. 166*).

Schliesslich bemerke ich noch über die Atrophie der Wirbelsaite, dass es mir an einigen Präparaten nachzuweisen gelang, dass der Knorpel, welcher später an ihrer Stelle gefunden wird, nicht überall aus einer Fortsetzung des umgebenden Knorpelgewebes, sondern theilweise aus ihr selbst hervorging. Nach vollständig beendeter Metamorphose finde ich die Wirbelsaite in der Occipitalgegend als platten Strang an der beinahe ebenen Bauchfläche der knorpeligen Schädelbasis; ihre frühere Zusammensetzung ist unkenntlich geworden, sie erscheint als undeutlich faseriges Gewebe und nur über ihr und zwar dem Knorpel fest angeheftet, welcher aus ihrer äussern Scheide hervorging, hat sich jenes dünne Häutchen unverändert erhalten, welches früher die beiden Scheiden trennte (*Fig. 166*). Dieses Häutchen durchsetzt ganz deutlich die knorpelige Schädelbasis dort, wo sie früher unterbrochen war, nach vorn, worauf es sich in der Nähe ihrer oberen Seite verliert. An derselben Stelle geht aber der faserige, atrophische Rest der Wirbelsaite unmittelbar unter diesem Häutchen sich hinziehend in die Axe des Basalknorpels über, sodass mir die Umwandlung des betreffenden Chordatheils in Knorpel nicht zweifelhaft erscheint. Nur fehlen mir zusammenhängende Beobachtungen über den Vorgang dieser Umwandlung, sodass ich auf die noch mitzutheilenden Untersuchungen über dieselbe Erscheinung an der Rumpfwirbelsäule unseres Thieres und der Tritonen verweisen muss. Hier sei also nur konstatirt, dass der Kopftheil der Wirbelsaite vorn im Knorpel atrophirt und verschwindet, in der Mitte sich in Knorpel umbildet, hinten aber aus dem Occipitalknorpel an dessen Bauchfläche verdrängt, sich in ein faseriges Band verwandelt. Dieses liegt aber immerhin innerhalb des Perichondriums, dem sich schon vorher der häutige Rest der äusseren Chordascheide angeschlossen hatte und welches später das Os sphenoideum oder das Parasphenoid (Nr. 90 S. 31, Nr. 89 S. 647, Nr. 113 S. 151) entwickelt (*Taf. IX Fig. 164–166*).

Hinsichtlich der allgemeinen Gestalt der hinteren Schädelbasis muss zunächst bemerkt werden, dass ihre vordere Hälfte nicht nur zuerst entsteht, sondern während der ersten Larvenperiode und im Anfange der zweiten auch allein besteht. Die vorn aus ihr entspringenden Knorpelspangen haben schon längst die anatomische Hirnbasis umkreisend sich an deren Vorderende bogenförmig geschlossen und so den Umfang der vorderen Schädelbasis umschrieben, ehe die Seitenplatten der hinteren Schädelbasis bis hinter die Ohrbläschen reichen. Dort angelangt finden sie eine bestimmte Grenze gegen die sich ihnen anschliessende Bildung der Rumpfwirbelsäule, worüber ich weiter

unten das Nähere mittheilen werde. Alsdann bildet die hintere Schädelbasis, wenn man ihre Seitentheile mit dem Axentheile als ein Ganzes betrachtet, eine längliche Knorpeltafel, welche zwischen den Ohrbläschen am schmälsten ist, davor und dahinter aber sich etwas verbreitert, sodass ihre Seitenränder ausgeschweift erscheinen (*Taf. XVIII Fig. 329*). Ihre erste Anlage verräth jedenfalls die Neigung, dem Hauptzuge des interstitiellen Bildungsgewebes, also der Innenfläche der Stammsegmente zu folgen und so zwischen den äusseren Segmenten und dem Hirne aufwärts zu wachsen (*vgl. Taf. XV*). Im grösseren mittleren Abschnitte werden jedoch die Ränder der hinteren Schädelbasis durch die Ohrbläschen daran verhindert, welche bei ihrer starken Ausdehnung sich dem Hinterhirne ziemlich eng anschmiegen. Daher bleibt die Schädelbasis in diesem Abschnitte auf den Raum zwischen den beiden Ohrbläschen und der Bauchseite des Hinterhirns beschränkt; und indem sich die letztere weiterhin eben ausbreitet, wird die sich anpassende Schädelbasis dort zu einer ebenfalls ebenen Platte (*Taf. IX*). Wo jenes Hinderniss ihrer seitlichen Ausbreitung fehlt, umwächst sie den ganzen Umfang der Hirnröhre nicht nur vorn mit den genannten Knorpelbögen sondern auch hinter den Ohrbläschen, zwischen diesen und dem ersten Rumpfwirbel (*Taf. XVIII Fig. 331*, *Taf. XIX Fig. 337*). Dort entsteht gleichfalls ein vollständiger, breiter Ring um das Ende des Hinterhirns, welcher sich den davorliegenden Ohrbläschen dicht anschliesst. Während dieser Entwickelung der hinteren Schädelbasis entsteht rund um jedes Gehörorgan eine knorpelige Kapsel, deren innerer unterer Rand mit der Schädelbasis verschmilzt. Dadurch kann leicht der Eindruck hervorgerufen werden, als sei wenigstens die horizontale, die Gehörorgane tragende, Platte jener Knorpelkapsel als unmittelbare Fortsetzung der knorpeligen Schädelbasis aus dieser hervorgewachsen. Einer solchen Auffassung widerspricht einfach der Umstand, dass die das Gehörbläschen überziehende Knorpellage am äussern Umfange desselben bereits entstanden ist, bevor der mittlere Theil der Schädelbasis auch nur angelegt ist, und dass sie nach innen fortwachsend erst nachträglich mit dem Seitenrande desselben zusammenstösst. Die knorpelige Ohrkapsel ist also dem eingeschlossenen Sinnesorgane eigenthümlich und entspricht durchaus den festen Kapseln der zwei anderen Sinnesorgane, von denen das Auge bei unserem Thiere gleichfalls eine dünne Knorpelschicht in der Sclerotica besitzt. — Anders verhält es sich mit den Knorpeltafeln, welche im Anschluss an die beiden Bogenpaare des Schädels einen Theil seiner Seitenwände und seines Daches bilden. Das

vordere Bogenpaar bildet, indem es sich zur anatomischen Hirnbasis niedersenkt und dieselbe umkreist, einen Knorpelrahmen, innerhalb dessen man anfangs nur das indifferente Bildungsgewebe erkennt, welches von beiden Seiten in die dort früher befindliche Lücke des mittleren Keimblattes hineingewuchert ist und alsdann gleichmässig den ganzen Raum zwischen dem Vorderhirne und dem Darmblatte ausfüllt (*Taf. XVIII Fig. 322—324*). Mitten in der ersten Larvenperiode sondert sich aus diesem Gewebe ein mit dem Knorpelrahmen zusammenhängendes, dichtes Netzwerk von etwas quergezogenen Zellen ab, dessen Maschen um so enger werden, je mehr sich die Zellen abplatten. Die Dottersubstanz ist in den letzteren bereits grösstentheils aufgelöst. Im Anfange der nächsten Periode lässt sich endlich eine festzusammenhängende, im Knorpelrahmen lose ausgespannte Membran als Unterlage des Vorderhirns herauspräpariren. Statt des dichten Netzwerks erkennt man aber nur eine kontinuirliche Grundsubstanz, welche durchweg protoplasmaartig punktirt ist und die nunmehr rundlich gewordenen freien Kerne enthält; mit der Intercellularsubstanz des Knorpelrahmens hängt sie durchaus kontinuirlich zusammen. Von den früheren Zellengrenzen konnte ich dort keine Spur mehr entdecken, und da die Grundsubstanz durchweg den gleichen Charakter hat, so ist ein Grund für die Annahme, dass Zell- und Intercellularsubstanz trotzdem neben einander beständen und die Grenzen nur undeutlich wären, nicht vorhanden. Eine Vermehrung der Kerne geht genau in derselben Weise vor sich, wie ich es von der äussern Scheide beschrieb, sodass dieselben alsbald in mehrfacher Lage über einander liegen und häufig jene mannigfaltig ausgeschweiften Formen (Bisquit-, Bohnen-, Herzform) zeigen. Und wenn ich selbst bei diesen lebhaften Theilungsvorgängen jede Andeutung diskreter Zellenleiber vermisste, so musste diese Thatsache in mir den letzten Zweifel an der Richtigkeit der allerdings auffallenden Beobachtung zurückweisen, dass nämlich die Embryonalzellen dem späteren Knorpelgewebe nur die Zellenkerne unmittelbar überliefern, nicht aber zugleich die zugehörigen Zellenleiber. Zur Zeit wann die ersten Spuren der knorpeligen Wirbelbögen im Rumpfe erscheinen, beginnt auch die Knorpelbildung in der bezeichneten Schicht oder der vorderen Schädelbasis (*Taf. X Fig. 190*). Sie geht von den Rändern des Knorpelrahmens aus und setzt sich allmählich gegen die Mitte fort, und zwar schien sie mir stets am vorderen Ende anzufangen oder dort wenigstens rascher vorzurücken. Um die freien Kerne bildet sich dann zuerst eine äusserst zarte Grenze in einer solchen Entfernung, dass die benachbarten Grenzen sich

nicht berühren, sondern gleich ein gewisses Quantum einer Zwischensubstanz übrig lassen. Diese Grenzen erscheinen anfangs ebenso zart wie diejenigen membranloser Zellen, und ihre Gestalt entspricht weniger dem zugehörigen Kerne als seinem Abstande von den umgebenden Kernen, sodass sie meist rundlich eckig ist. Bald darauf verwandelt sich der zarte Umriss in den Durchschnitt einer derben, doppelt konturirten Membran, eben der Knorpelkapsel; und damit sind die Bestandtheile des fertigen Knorpels, der Zellen, Kapseln und der Interkapsularsubstanz gegeben. Ich will hierbei auf eine Erscheinung aufmerksam machen, welche, wie ich glaube, den bekannten Irrthum Schwann's, die Abhebung der Zellmembran vom Kerne betreffend, zu erklären im Stande ist. An den noch freien Kernen sehe ich häufig und zwar meist eine kurze Zeit vor dem Beginne der Knorpelbildung einen sehr feinen aber deutlichen hellen Saum, welcher um so mehr auffallen muss, als man gleichzeitig in der Grundsubstanz andere Veränderungen vermisst. An einzelnen Stellen, wo die Kerne besonders dicht liegen, umkreisen die zarten Umrisse der sich neu bildenden Knorpelzellen die Kerne in so geringer Entfernung, dass die betreffenden Durchmesser sehr wohl ein Mittelglied zwischen jenen freien Säumen und den grösseren Knorpelzellen darbieten und die Vermuthung erwecken können, als seien die Säume in der That die ersten Anlagen der neuen Zellenleiber, welche allmählich zu grösserem Durchmesser auswüchsen. Doch ergibt eine genauere Prüfung, dass die Säume bleibende Erscheinungen sind, also die Anlage des sie umgebenden Zellenleibes nicht sein können. Und wenn sie in den fertigen Zellen weniger auffallen, so mag es daran liegen, dass die Substanz der fertigen Knorpelzellen klarer ist und daher von den Säumen weniger als die früher punktirte Grundsubstanz oder endlich gar nicht absticht. — Ganz so wie an der vorderen Schädelbasis entsteht die Knorpelsubstanz in allen sekundären Schädeltheilen, d. h. solchen, welche sich erst nachträglich im unmittelbaren Anschlusse an das ursprüngliche Knorpelgerüst, nämlich die hintere Schädelbasis mit ihren beiden Bogenpaaren entwickeln. Dazu gehören die Seitenwände der vorderen Schädelkapsel und gewisse Theile des Schädeldaches, welche erst später ausführlich behandelt werden.

Wenn man von den eben mitgetheilten Beobachtungen zunächst die Kontinuität der beiderlei Anlagen und den ununterbrochenen Fortgang der Knorpelbildung von den primären Schädeltheilen in die sekundären hinein ins Auge fasst, so müssen die letzteren unzweifelhaft als wirkliche, durch Anlagerung entstandene und durch Anpassung weiter gebildete Fortsetzungen der

ersteren erscheinen. Erinnert man sich aber an ihre histiologische Entwickelung, so muss mit Recht auffallen, dass die einzelnen Theile eines und desselben kontinuirlichen Gewebes auf die beschriebene, scheinbar verschiedene Weise entstehen. Dies kann auf den verschiedenen Ursprung der Embryonal- und Dotterbildungszellen nicht zurückgeführt werden. Denn abgesehen davon, dass die Beobachtung in beiden Zellenarten eine verschiedene innere Zusammensetzung nicht nachzuweisen vermag, kommen dieselben neben einander in beiderlei Schädeltheilen, den primären wie den sekundären vor, da, wie ich später ausführen werde, die Vermehrung des ganzen Bildungsgewebes auf einer Einwanderung von Dotterbildungszellen zwischen die übrigen Embryonalzellen beruht. Zudem wird aus der folgenden Beschreibung der Entwickelung der Rumpfwirbel hervorgehen, dass deren Bögen, obgleich morphologisch den Seitenplatten und Bögen der hinteren Schädelbasis gleichwerthig, histiologisch genau so sich entwickeln, wie die sekundären Schädeltheile. Wenn es also feststeht, dass die beiden Arten der Knorpelbildung weder nach der Anlage noch nach dem schliesslich erzeugten Gewebe sich unterscheiden, so lehrt andererseits eine genauere Ueberlegung, dass jene Unterschiede nur viel grösser erscheinen, als sie wirklich sind und sich im Grunde auf unwesentliche Abweichungen zurückführen lassen. Allerdings scheinen die Zellen der Seitenplatten unmittelbar in Knorpelzellen überzugehen, während im übrigen Knorpel nur die Kerne der Embryonalzellen in ihrem ursprünglichen Bestande erhalten bleiben. Wenn man aber überlegt, dass die Knorpelkapseln in den Seitenplatten unmöglich ausserhalb der sich theilweise berührenden Zellen abgelagert, sondern nur aus deren umgebildeter peripherischen Schicht hervorgegangen sein können, dass sie aber nach ihrer Vollendung jedenfalls intercelluläre Gebilde sind, so folgt daraus, dass die von ihnen eingeschlossenen Knorpelzellen nicht aus den ganzen intakten Embryonalzellen, sondern nur je aus dem Kerne und der ihn zunächst umgebenden Protoplasmaschicht entstanden, wie es ja auch bei der zweiten Art der Knorpelbildung der Fall ist. Da wir ferner aus der letzteren lernen, dass die Kapsel- und damit die Knorpelzellenbildung von einer Präexistenz vollständiger Zellen unabhängig, dagegen nur um präexistirende Kerne erfolgt, so können wir diese Erfahrung auch für die Seitenplatten anziehen, sodass also in beiden Fällen der Knorpelbildung gleicherweise bloss die Kerne als thätige Faktoren in Betracht kämen. Die einzigen noch übrigen Unterschiede, die sich aber weder auf die Substanz der Knorpelelemente noch auf ihre nächsten Bildungsursachen beziehen, beständen

also darin, dass die Zellen der Seitenplatten vor ihrer Umwandlung scheinbar nicht verschmelzen und zwischen den Knorpelkapseln nicht gleich anfangs eine deutliche Zwischensubstanz zu bemerken ist. Gegenüber der Thatsache, dass die Integrität der Zellen für die Knorpelentwickelung bedeutungslos ist, wird auch jener erstgenannte Unterschied so unwesentlich, dass es kaum nöthig scheint, darauf hinzuweisen, dass er bei dem schnellen Verlaufe der Verwandlung nicht einmal unzweifelhaft erwiesen werden kann. Was nun aber den zweiten Punkt betrifft, so kann nur die Abwesenheit einer hinreichend deutlichen ursprünglichen Interkapsularsubstanz, nicht aber einer solchen überhaupt in äusserst dünner Schicht behauptet werden, da die eben entstandenen Kapseln durchaus nicht allseitig, namentlich nicht an den Ecken einander berühren. So bleibt also als einziger nennenswerther Unterschied zwischen den beiden auf den ersten Anblick scheinbar so sehr abweichenden Knorpelbildungsarten die wechselnde Menge der ursprünglichen Interkapsularsubstanz übrig; ein hinreichender Grund, um dieselben einander wesentlich gleich zu setzen. Jene quantitative Differenz lässt sich aber daraus erklären, dass die Seitenplatten der Schädelbasis in der ersten Larvenperiode angelegt werden, also zu einer Zeit, wo eine allgemeine Ernährung der Gewebe und ihrer mit Dotter gefüllten Zellen noch nicht stattfindet, während die übrigen Knorpelbildungen des Schädels und der Rumpfwirbelsäule in die zweite Larvenperiode fallen, wo eine solche Nahrungsaufnahme in sehr lebhafter Weise vor sich geht. Damit hängt auch das histiologisch verschiedene Wachsthum in jenen älteren und den jüngeren Knorpelanlagen zusammen. In der ersten Larvenperiode ist die Vermehrung der Zellen durch Theilung gar nicht so bedeutend, als man vielleicht anzunehmen geneigt sein möchte, um die aus dichten Zellenansammlungen hervorgehenden Anlagen zu erklären. Wäre die Zellentheilung in der angegebenen Zeit nur einigermassen lebhaft, so müssten die einzelnen Zellen, da sie durch Nahrungsaufnahme noch nicht wachsen können, sich ebenso rasch verkleinern, wie es im Anfange der Embryonalentwickelung geschah. Dies ist aber ebenso wenig der Fall, als Theilungsvorgänge in dieser Zeit leicht zur Anschauung zu bringen sind; andererseits erklärt aber die massenhafte Einwanderung der Dotterbildungszellen hinlänglich die Vermehrung der Elemente. Desshalb wachsen auch die Anlagen durch An- und Einlagerung neuer Elemente von aussen her. Im Anfange der zweiten Larvenperiode hört die Einwanderung der Dotterbildungszellen auf, tritt aber dafür eine wirkliche Ernährung der metamorphosirten Elemente ein

und ruft daher die lebhafte, leicht zu beobachtende Theilung derselben hervor. Unter solchen Umständen müssen aber die Anlagen gleichsam von innen heraus ohne Zuhülfenahme ihnen fremder Elemente sich ausdehnen. Dass unter dem Einflusse dieser aus der Theilung zu erschliessenden reichlichen Ernährung nicht nur die Zahl der Elemente, sondern auch ihre Grösse und die Menge der von ihnen abstammenden Zwischenzellensubstanz zunehmen muss, bedarf wohl keiner weiteren Erläuterung. Der Antheil dieser Vergrösserung der Knorpelzellen und der relativen Zunahme der Interkapsularsubstanz an der ganzen Massenzunahme des Knorpels wird aber vielleicht überhaupt unterschätzt; sowie andererseits seine Ausdehnung an gewissen Stellen, namentlich an der hinteren Schädelbasis viel weniger auf einer Massenzunahme als einer Abnahme seiner Mächtigkeit, also einer Verschiebung der sich gleich bleibenden Masse aus der Dicke in die Breite beruht (*Taf. IX Fig. 167—170. 173—176*). Aus diesen Betrachtungen ergibt sich aber, dass mit demselben Ausdrucke des Wachsthums sowohl nach ihren Ursachen und ihrer Entwickelung, als auch nach ihrem Enderfolge verschiedene Erscheinungen bezeichnet werden, sodass weder die Zellentheilung zu jeder Zeit als Mass der allgemeinen Vergrösserung einer Anlage, noch umgekehrt die letztere als Beweis einer entsprechenden Zellenvermehrung durch Theilung oder überhaupt einer wirklichen Ernährung angenommen werden darf.

Wenn es nun gelingt in Betreff der histiologischen Entwickelung für die ganze knorpelige Schädelkapsel im wesentlichen eine Uebereinstimmung nachzuweisen, so fehlt doch eine solche in morphologisch genetischer Hinsicht, wie aus der Beschreibung hervorgegangen sein wird. Zunächst muss man von den Theilen ganz absehen, welche nur accessorisch zur Herstellung der knorpeligen Hirnkapsel beitragen, nämlich die Gehörorgane und später zu erwähnende Knorpeltheile des ersten äusseren Segments (grosser Flügelknorpel). Ferner ist zu unterscheiden zwischen den Theilen, welche schon im histiologisch indifferenten Zustande morphologisch bestimmte und selbstständige Anlagen besitzen und solchen, welche sich erst nachträglich durch histiologische Differenzirung jenen ersteren anschliessen, dieselben gleichsam nur vergrössern, ohne selbst in besonderer Form angelegt gewesen zu sein. Es erhellt aus der früheren Darstellung, dass in die erste Kategorie der von der Wirbelsaite und ihrer äusseren Scheide gebildete Axentheil der hinteren Schädelbasis und die sich daran schliessenden Seitenplatten mit dem vorderen und dem hinteren Bogenpaare gehören, welche also die eigentlichen typischen Grundlagen des

Schädels darstellen, während die zur zweiten Kategorie zählenden Knorpelplatten, welche im Anschluss an das erste Bogenpaar den grössten Theil der vorderen Hirnkapsel und zwischen den Gehörorganen ebenso den grössten Theil des hinteren Schädeldaches bilden, nur als nachträglich ergänzende und daher dem allgemeinen Typus fremde Theile betrachtet werden müssen. Aber jene Grundlagen des Schädels bilden weder nach ihrem Ursprunge (Wirbelsaite, Segmente, Dotterzellen) noch morphologisch ein Ganzes, indem, wie erwähnt, der Axentheil und die Seitenplatten bis in das spätere Larvenleben hinein unterscheidbar bleiben, um dann untereinander und mit den histiologisch angepassten und den accessorischen Theilen zu einer einheitlichen anatomischen Bildung, der knorpeligen Schädelkapsel, zu verschmelzen. — Es lässt sich also nicht verkennen, dass wir bei der Betrachtung der Schädelbildung das Gebiet der früher bezeichneten morphologischen Entwickelung verlassen haben, so sehr auch vom Standpunkte anatomischer Betrachtung aus aller Schein dagegen spricht.

Erst nachdem die beschriebenen typischen Grundlagen des Schädels in allen ihren Theilen knorpelig geworden und mit Ausnahme des hinteren Bogenpaares, welches noch in Gestalt zweier kurzer Fortsätze der Seitenplatten erscheint, wesentlich fertig ausgebildet sind, beginnt die Entwickelung der knorpeligen Rumpfwirbelsäule. — Wie man sich erinnern wird, liegen die dorsalen Anlagen anfangs dicht zusammengefügt; durch die nachfolgende Abrundung ihrer Kanten und die fassförmige Umbildung des Frontaldurchschnitts der Segmente entstehen zwischen jenen Anlagen Zwischenräume, welche mit der allgemeinen interstitiellen Flüssigkeit angefüllt sind. Die letztere dringt darauf in die Anlagen der Wirbelsaite und des interstitiellen Bildungsgewebes (äussere Segmentschicht, inneres Segmentblatt) ein, sammelt sich aber dort intracellulär, hier intercellulär in ansehnlicher Menge an. Die damit verbundene Anschwellung zerstört daher die morphologische Anlage der Wirbelsaite nicht, welche ihren Zusammenhang und im wesentlichen ihre cylindrische Gestalt behält, d. h. bei ihrer Vergrösserung mehr ihre Umgebung beeinflusst als von ihr in Schranken gehalten wird. Die Zwischenzellenflüssigkeit des interstitiellen Bildungsgewebes ist dagegen in keine ihr eigenthümlichen Grenzen eingeschlossen, wesshalb ihre Ansammlung und die weitere Ausbildung des dadurch erzeugten und durch die eingeschwemmten Dotterbildungszellen fortwährend wachsenden interstitiellen Bildungsgewebes sich nach den Zwischenräumen richten, welche durch die vorhandenen morphologischen An-

lagen bestimmt werden. Die aufquellende Wirbelsaite findet in der senkrechten Richtung anfangs keinen Widerstand, da die seitliche Abplattung des ganzen Körpers die Darmanlage tiefer hinabdrängt, als es die ungehinderte Ausbreitung der Wirbelsaite bedarf (*Taf. XIII, XIV*). Erst später, wenn zwischen diesen beiden Theilen andere Organanlagen Platz gegriffen haben, platten sich Rückenmark und Wirbelsaite an den gegeneinander gedrückten Flächen etwas ab, und dasselbe geschieht auch theilweise an der Bauchseite der Wirbelsaite gegen die darunter liegende Aorta (*Taf. XI Fig. 198*). Bemerkenswerther ist der Einfluss der anschwellenden Wirbelsaite auf die seitlich sie einfassenden Segmente. Diese werden von den konvexen Seiten der Wirbelsaite eingedrückt, und daraus erklärt sich, dass dort das innere Segmentblatt bis auf eine gleich zu erwähnende, nach der Masse unbedeutende Anlage (Spinalnervenstamm) zur Herstellung der dünnen äusseren Chordascheide verbraucht wird, sodass, wenn man darauf die letztere zur Wirbelsaite rechnet, diese unmittelbar an die Segmentkerne, die Anlagen der Stammuskelplatten anstösst. Der spätere Abschluss jener Scheide an der Ober- und der Bauchseite der Wirbelsaite vollzieht sich unter ähnlichen Raumbedingungen. Ganz anders gestalten sich dieselben für die oberen Theile des inneren Segmentblattes. Indem das Rückenmark längere Zeit keine wahrnehmbare Verbreiterung zeigt, also relativ schmäler wird als die anschwellende und die Segmente auseinanderdrängende Wirbelsaite, erhalten die das Rückenmark einfassenden Abschnitte des inneren Segmentblattes gerade einen grösseren Raum zu ihrer Ausbreitung (*Taf. XIII—XV*). Dieser Raum umgibt das Rückenmark seitlich in nahezu gleicher Weite, geht aufwärts ganz unbestimmt in das Gebiet der Membrana reuniens superior über, und endet abwärts auf jeder Seite etwas unterhalb der Basalebene des Rückenmarks dort, wo die Berührung desselben mit der Wirbelsaite und später ihrer äusseren Scheide aufhört, und deren ebene Dorsalfläche mit einer deutlichen Kante in die gebogenen Seitenflächen übergeht. Dieser Raum wird nun von den inneren Segmentblättern in verschiedener Weise ausgefüllt. Bei dem fassförmigen Frontaldurchschnitte der ganzen Segmente bilden sie die plan-konvexen Schichten an deren Innenseite, welche anfangs das Rückenmark mit ihren Bäuchen eindrücken, während dessen relativer Verschmälerung aber bis zu einer bloss tangentialen Berührung abrücken, sodass ihre senkrechten vorderen und hinteren Ränder an den Grenzeinschnürungen je zweier Segmente vom Rückenmarke abstehen und mit demselben einen freien Raum einschliessen (*Taf. VII*). Jedes Segmentblatt sondert nun gleich im Anfange

seiner weiteren Umbildung aus seinem dicksten mittleren und das Rückenmark berührenden Theile, also in annähernd senkrechter Richtung eine platte, strangförmige Anlage ab (*Taf. XI Fig. 198*, *Taf. XII Fig. 214*). Zur Seite der Wirbelsaite ist der untere dünne Theil dieser Anlage, der spätere Spinalnervenstamm, ausser der Chordascheide das einzige Erzeugniss des inneren Segmentblattes. Zur Seite des Rückenmarks füllt die stärkere obere Hälfte des Stranges, die Anlage des Spinalganglions, den grösseren unteren Theil des oben beschriebenen Raumes zwischen dem Rückenmarke und den Stammmuskelplatten vollständig aus; und dieses Verhältniss dauert noch längere Zeit an, indem das Spinalganglion in dem Masse beständig anschwillt, als jener Raum sich erweitert. Erst mit Berücksichtigung aller dieser Raumverhältnisse, welchen wesentlich mechanische Momente, insbesondere die Anschwellung der Wirbelsaite zu Grunde liegen, kann man eine klare Vorstellung gewinnen, in welcher Weise die zum interstitiellen Bildungsgewebe bestimmten Theile der inneren Segmentblätter von Anfang an angeordnet sind. Sie sind zunächst auf den seitlichen und in Verbindung mit der Membrana reuniens superior, welche ja theilweise ihre Fortsetzung darstellt, auf den oberen Umfang des Rückenmarkes beschränkt; abwärts stossen sie auf den oberen Seitentheil der äusseren Chordascheide, welcher zwischen deren Anlagerung an das Rückenmark einerseits und andererseits an die Muskelplatten für jene Berührung mit dem interstitiellen Bildungsgewebe allein frei bleibt. Aber nur im oberen Umfange des Rückenmarks verläuft dieses Gewebe kontinuirlich; in seinem unteren Theile wird es an jedem Segmente durch die Anlage des Spinalganglions unterbrochen. Und da immer zwischen je zwei solchen Anlagen, wie erwähnt, gleich anfangs ein freier Raum bestand, so werden gerade dort, also den Scheidegrenzen der Segmente entsprechend, für die Ausbildung des interstitiellen Bildungsgewebes aus den miteinander verschmelzenden inneren Segmentblättern die günstigsten Bedingungen geschaffen. Die erste Organanlage, welche in diesem Bildungsgewebe erscheint, betrifft nun nicht Theile der künftigen Wirbelsäule, sondern eine besondere Umhüllung des Centralnervenorgans. Im unmittelbaren Umfange desselben bis zur Wirbelsaite hinab entwickelt sich nämlich eine zarte Gefässschicht, welche an ihrer Aussenfläche durch eine hautartige Verdickung und durch Pigmentablagerung sich frühzeitig von dem übrigen Bildungsgewebe abgrenzt (*Taf. XI Fig. 197. 198*). Diese ganze Rückenmarkshülle endet vorläufig an den oberen Kanten der Wirbelsaite und ihrer äusseren Scheide, d. h. an der Grenze ihrer innigen Anlagerung an das Rücken-

mark; erst später wächst sie zwischen beiden Organen auch an der Bauchseite des ersteren zusammen. Da jenes Pigment später die innere Auskleidung der Dura mater bildet, so ergibt sich daraus, dass jene erste gefässreiche Rückenmarkshülle die Anlage der Pia mater vorstellt, zu welcher das Pigment in ähnlicher Weise gehört, wie das Pigmentepithel des embryonalen Auges zur Netzhautanlage. Selbstverständlich ist die Anlage der Pia mater anfangs ebenso wie das ihr zu Grunde liegende Bildungsgewebe in ihrer Kontinuität durch die Spinalganglien unterbrochen. Bevor nun die Dura mater sich um die erstere anlegt, finde ich die ersten Anzeichen der Wirbelbogenanlagen. Zwischen je zwei Spinalganglien und nach innen von den Stellen, wo die hinter einander liegenden Muskelplatten zusammenstossen, hat das die Rückenmarkshülle umgebende Bildungsgewebe, wie ich es eben beschrieb, den ausgiebigsten Raum zu seiner Entwickelung. Im Grunde dieser durch die Spinalganglien getrennten Räume sammeln sich schon in der ersten Larvenperiode die eingeführten Dotterbildungszellen in ähnlicher Weise wie bei der ersten Anlage der Schädelbasis, also in den Zwischenräumen des Bildungsgewebes zu kleinen Häufchen an, welche unmittelbar den oben bezeichneten, dem Bildungsgewebe zunächst allein zugänglichen Stellen der äusseren Chordascheide aufliegen (*Fig. 198*). Zuerst unterscheiden sich diese Zellenhäufchen von dem übrigen Bildungsgewebe nur durch ihre rundlich bleibenden und zusammengedrängten Elemente, da das netzförmige Gefüge des Bildungsgewebes wenigstens an Querdurchschnitten nicht deutlich hervortritt, sodass man wohl zu der Ansicht geneigt sein könnte, einen wesentlichen Unterschied beider Theile überhaupt zu läugnen. Sobald aber die Anhäufung zu einer dichten Aneinanderlagerung der Elemente geführt hat, wird die Intercellularsubstanz des Bildungsgewebes dort ganz ausgeschlossen und somit eine abweichende histiologische Grundlage geschaffen. Diese Abweichung tritt noch klarer hervor, sobald die betreffenden Zellen zu einer kontinuirlichen Grundmasse verschmelzen, in welcher die freigewordenen Kerne zerstreut liegen (*Taf. X Fig. 188*). Die auf solche Weise veränderten und gleich noch näher zu beschreibenden Zellenkonglomerate sind nun die Anlagen der Wirbelbögen, welche also nach ihrem Ursprunge und ihrer Lage den Seitenplatten der hinteren Schädelbasis, nach ihrer weiteren histiologischen Entwickelung der vorderen Schädelbasis gleichen. Es sind daher die Wirbelbogenanlagen, sobald sie sich überhaupt gesondert haben, von dem übrigen interstitiellen Bildungsgewebe durchaus verschieden. Sie können aber auch nicht von der äusseren Chordascheide

abgeleitet werden; denn diese ist von den noch zelligen Wirbelbogenanlagen ebenso leicht wie von den anderen angrenzenden Geweben und Anlagen als zusammenhängende, hautartige Schicht zu trennen, und andererseits lagern sich die kugeligen Dotterbildungszellen der frühesten Wirbelbogenanlagen erst ab, nachdem die platten Zellen der äusseren Chordascheide bereits verschmolzen, also zu einer Proliferation überhaupt unfähig sind. Erst dann, wenn diese Veränderung auch in den Wirbelbogenanlagen eingetreten ist, verbinden sie sich in dem Masse, als ihr Zusammenhang mit dem Bildungsgewebe abnimmt, ziemlich fest mit der äusseren Chordascheide. Aber selbst nach diesem Zeitpunkte lassen sich beide Theile, welche alsdann eine kontinuirliche Masse zu bilden scheinen, an gewissen Merkmalen auch weiterhin unterscheiden. Doch sind gute Querdurchschnitte aus der vorgeschrittenen zweiten Larvenperiode schwer auszuführen und auch sonst für die vollständige Erkenntniss der Wirbelbogenanlagen nicht mehr geeignet, da die ursprüngliche Regelmässigkeit aller Grenzen durch die mannigfaltigsten Verschiebungen gestört und in Folge dessen die Konstruktion plastischer Bilder aus den ebenen Schnitten erschwert ist. Dagegen gelingt die vollständige Präparation der ganzen embryonalen Wirbelsäule zu der angegebenen Zeit ohne alle Mühe, worauf man an glücklichen Präparaten die jüngsten Stufen der vollkommen gesonderten Wirbelbogenanlagen zur Ansicht bekommt* (*Taf. X Fig. 188. 189*). Die von ihrer äusseren Scheide umkleidete Wirbelsaite trägt seitlich von der abgeplatteten Oberseite eine Reihe flacher Anschwellungen, welche, wie es leicht festzustellen ist, an den Grenzen der Muskelplatten liegen, und deren Zwischenräume von den Ganglien ausgefüllt werden. Jene Anschwellungen oder die Wirbelbogenanlagen sind anfangs ganz flach und in der Längsrichtung des Körpers ausgedehnter als in der Querrichtung, sodass, wenn man sich die auf einer Seite hinter einander liegenden verbunden denkt, sie einer fortlaufenden, regelmässig ausgeschweiften niedrigen Leiste gleichen würden. Erst etwas später wächst ihr Mittelstück aus der leistenförmigen Basis als warzenförmige Erhabenheit hervor, worauf die ganzen Anlagen der gewöhnlichen Vorstellung

---

* Es ist mir nicht möglich das betreffende Entwickelungsstadium durch besondere äussere Merkmale der Larve genau zu bezeichnen. Wenn man jedoch eine Anzahl von Larven, deren hintere Gliedmassen eben walzenförmig hervorgewachsen sind, in verschiedenen Grössen zusammensucht, so wird sich an der einen oder anderen die gewünschte Entwickelungsstufe der Wirbelsäule ohne grosse Mühe finden lassen.

von Wirbelbogenanlagen eher entsprechen. Von der äusseren Chordascheide, welcher sie fest aufsitzen, unterscheiden sie sich durch ihre zahlreicheren, rundlichen und nicht abgeplatteten Kerne, welche daher dunkler und deutlicher erscheinen als diejenigen der ersteren, welche in Folge ihrer Abplattung so blass sind, dass sie ohne künstliche Färbung kaum zur Anschauung zu bringen sind. Die freie Oberfläche der warzenförmigen Wirbelbogenanlagen trennt sich ganz glatt vom umgebenden Bildungsgewebe, sodass die homogene Grundmasse derselben, in welcher zudem die Leiber der künftigen Knorpelzellen und deren Intercellularsubstanz gemeinsam enthalten sind, schon in jener beständigen Sonderung einen von der Zwischenzellenflüssigkeit des Bildungsgewebes verschiedenen Ursprung andeutet. In der Aussenschicht unserer Anlagen finde ich ferner spindelförmige Kerne, und aus den folgenden Entwickelungsstufen ist es mir wahrscheinlich geworden, dass diese Schicht zum Perichondrium wird. — Noch während die Wirbelbogenanlagen warzenförmig erscheinen, beginnt ihre Umwandlung in Knorpel ganz in derselben Weise, wie ich es bereits von der vorderen Schädelbasis beschrieb; daher verweise ich dafür lediglich auf die Abbildungen (*Taf. X Fig. 189. 190*). Diese Knorpelbildung beschränkt sich während längerer Zeit durchaus auf die Wirbelbogenanlagen, während die äussere Chordascheide ihre nichtzellige Beschaffenheit zunächst behält, sodass die allgemeine histiologische Uebereinstimmung beider genetisch verschiedenen Theile — freie Kerne in einer homogenen Grundmasse — nach kurzem Bestande wieder einer wesentlichen Verschiedenheit weicht. Und da selbst nach der relativ späten Verknorpelung der Chordascheide unter der Wurzel der Wirbelbögen gewisse Unterschiede der Interkapsularsubstanz bestehen bleiben und dadurch die fortgesetzte Unterscheidung beider Skeletanlagen ermöglichen, kann ich ihre weitere Entwickelung ganz getrennt betrachten.

Für die Wirbelbogenanlagen ist noch nachträglich zu bemerken, dass sie nicht etwa alle gleichzeitig entstehen und sich fortbilden, sondern in der für alle dorsalen Bildungen massgebenden Reihenfolge, also die vorderen früher und schneller als die hinteren und die paarig zusammengehörigen gleichzeitig. Doch sind einzelne Abweichungen von dieser Regel nicht selten und namentlich korrespondiren die beiden Seiten häufig nicht miteinander. — Sobald die warzenförmigen Anlagen knorpelig geworden, wachsen sie aufwärts zu schlanken Spangen aus, welche der häutigen Röhre der Rückenmarkshüllen sich dicht anschmiegend nach innen konkave Bögen beschreiben. Da sie der

Grenze je zweier Muskelplatten entsprechend entstanden und auch bei ihrem weiteren Wachsthume dieser Grenze folgen, so biegen sie gleich dieser in der Höhe der Oberseite jener von ihnen umschlossenen Röhre nach hinten um und legen sich mit ihrer Spitze an die nächstfolgende Spange an, sodass nun je zwei derselben ein Spinalganglion umkreisen (*Taf. IX Fig. 171. 172. 177. 179, Taf. XVIII Fig. 326. 327*). An den Berührungsstellen der bogenförmigen Knorpelspangen bilden sich die beiderseitigen Gelenkfortsätze aus, und erst von der Ursprungsstelle seines hinteren Gelenkfortsatzes aus wächst jeder Bogen quer über den häutigen Rückenmarkskanal der Dura mater dem entsprechenden Stücke der anderen Seite entgegen, um sich mit ihm zu dem vollständigen Wirbelbogen zu vereinigen. Ein solcher entsteht also nicht aus zwei, von der Wirbelsaite her das Rückenmark in einer und derselben Querebene umwachsenden Hälften, um mit den benachbarten Wirbelbögen erst durch frei hervorwachsende Gelenkfortsätze verbunden zu werden; sondern diese Verbindung wird von den ursprünglichen Bogenhälften selbst durch jene rückwärts gerichtete Biegung ausgeführt, sodass die bereits vollzogene Anlagerung jeder Bogenhälfte an die ihm nächste Stelle des dahinter liegenden Bogens erst die Bildung besonderer Gelenkfortsätze hervorruft. In Folge dieser Bogenbildung kann an senkrechten Querdurchschnitten natürlich niemals der ganze Wirbelbogen, sondern abwechselnd nur das Paar seiner aufstrebenden Seitentheile oder nur das sie verbindende obere Schlussstück zur Erscheinung kommen.

In der eben beschriebenen Weise entwickeln sich vom Schädel angefangen neue Wirbelbogenpaare, hinter diesen aber noch zwei, deren Bildung etwas einfacher ist (*Taf. XVIII Fig. 326. 327*). Am zehnten Bogenpaare habe ich allerdings die seitliche Bogenbildung noch beobachtet, doch kommen dort hintere Gelenkfortsätze nicht zur Entwickelung; ob aber statt dessen die sich berührenden Knorpelbögen verschmelzen oder sich trennen, um später durch eine noch zu erwähnende Knochenbildung wieder verbunden zu werden, habe ich nicht ermitteln können. Am eilften Wirbelbogenpaare entwickeln sich nicht einmal mehr die Anlagen der Gelenkfortsätze; doch schliesst es sich oben zu einem vollständigen Wirbelbogen ab (*Taf. XI Fig. 196. Taf. XIX Fig. 346*). Diese beiden Wirbelbögen sind aber erheblich niedriger als die übrigen, da nicht nur ihre Scheitel unter die Höhe jener hinabsinken, sondern zugleich ihre Basis nach hinten zu ansteigt. Hinter dem eilften Wirbelbogen erscheint noch ein Paar Knorpelleisten, welche die Gestalt der allerersten Wirbelbogenanlagen

bleibend behalten und da ich sie über das nächstfolgende zwölfte Spinalnervenpaar hinaus sich nicht erstrecken sah, als ein rudimentäres zwölftes Paar knorpeliger Wirbelbögen angesehen werden dürfen. Die Wirbelsäule der Unkenlarven besitzt also eilf vollständige und einen rudimentären knorpeligen Wirbelbogen.

Wie bereits frühere Untersuchungen festgestellt haben, beginnt die Verknöcherung der Wirbelbögen mit der Bildung einer oberflächlichen Faserknochenschicht, welche aus dem Perichondrium entsteht und daher die Knorpelspangen wie eine Rinde überzieht. Ich habe es schon als wahrscheinlich ausgesprochen, dass das Perichondrium zur ursprünglichen Wirbelbogenanlage gehört; daher kann ich auch den Faserknochen in seiner ersten Anlage nicht als eine nachträgliche Anlagerung betrachten. Doch schliessen sich später unzweifelhaft Zellen aus dem umgebenden Bildungsgewebe dem Perichondrium und Faserknochen an, um dieselben zu verstärken und wie ich gleich zeigen werde, über den Bereich der knorpeligen Unterlage fortzusetzen. Dieser Faserknochen entwickelt sich in der Weise, dass zuerst die die Zellen einschliessende Grundmasse glasartig erhärtet, ohne körnige Kalkablagerungen erkennen zu lassen; darauf werden erst die anfangs platten oder länglichen Zellen, wie es scheint durch eine Art von Schrumpfung, zu den zackigen Formen der Knochenkörperchen umgebildet. Diese Knochenrinde überzieht aber nicht den ganzen Wirbelbogen, sondern hört zu beiden Seiten der Medianlinie des oberen Schlusses auf, sodass dort der Knorpel in einem schmalen, rückwärts sich etwas verbreiternden und vorspringenden Streifen offen zu Tage liegt (*Taf. XIX Fig. 346*). Dieses Knorpelstück erhält sich länger unverändert als der vom Faserknochen bedeckte Knorpel, welcher einige Zeit nach der Metamorphose sich in Knochen umzuwandeln beginnt. Später erhält es einen eigenen Knochenkern. — Soweit nun die Wirbelbögen die Spinalganglien gleichsam einrahmen, also an ihren aufsteigenden Wurzelstücken und am äusseren und unteren Umfange ihrer rückwärts gewandten, horizontalen Abschnitte, bildet der Faserknochen eine nach allen Seiten kontinuirlich abgeschlossene Hülse um jede Knorpelspange. Anders verhält es sich aber an den übrigen Theilen der Wirbelbögen. Zwischen den horizontalen Seitentheilen, welche vorn und hinten in die Gelenkfortsätze auslaufen, und der sie verbindenden queren Spange umfasst jeder Wirbelbogen einen Raum, welcher von dem davor liegenden queren Bogenstücke zu einem annähernd halbmondförmigen abgeschlossen wird. In diesem Raume ist eine derbe, bindegewebige Membran ausgespannt, welche auf Durch-

schnitten als eine von den Rändern der umgebenden Knorpelbögen entspringende unmittelbare Fortsetzung des Faserknochens sich darstellt (*Taf. IX Fig. 171. 177, Taf. XI Fig. 196*). Sie schliesst sich der Dura mater ebenso fest an wie die Wirbelbögen und verbindet dieselben zu einem kontinuirlichen Gewölbe, welches von den aufsteigenden Wurzelstücken wie von Säulen getragen wird. In diesem Gewölbe, welches mit seinen Seitenstützen und der sie tragenden festen Unterlage (Wirbelkörper) den weichen Rückenmarkshäuten erst den erforderlichen Halt verleiht, sind die knorpeligen queren Wirbelbogenstücke und die zwischen ihnen ausgespannten sehnigen Membranen oder die Zwischenbogenbänder noch an ganz jungen Unken von gleicher Ausdehnung, während später die Bänder bedeutend verkürzt, die Wirbelbögen beinahe bis zur Berührung einander genähert erscheinen (*Taf. XIX Fig. 346*). Dieser scheinbar unwesentlichen Veränderung liegen aber nicht die gewöhnlichen Wachsthumsvorgänge zu Grunde, sondern sie wird hervorgerufen durch eine nachträgliche Verknöcherung jener Zwischenbogenbänder, soweit sie die nach hinten gerichtete Ausbiegung jedes Wirbelbogens ausfüllen. Dieser neugebildete Knochen, welcher am vorderen Rande einen medianen Einschnitt zeigt, verwächst vollständig mit dem ihn umfassenden ursprünglichen Wirbelbogen, welcher dadurch in seinem oberen Schlussstücke nach vorn um das Doppelte verbreitert wird und ferner seine Ausbiegung verliert, sodass sein ganzer Verlauf nunmehr anders als in der Larve in eine Querebene fällt*. Jeder Wirbelbogen eines älteren Thieres besteht also aus zwei genetisch gesonderten Anlagen, eine Thatsache, welche sich vielleicht auch bei anderen Wirbelthieren mit breiten Wirbelbögen nachweisen liesse. — Ueber die Umbildung des Knorpels in Knochensubstanz führe ich hier nichts an, weil dieser Vorgang einer relativ späten Lebenszeit unseres Thieres angehört und ferner auf das rein histiologische Gebiet beschränkt mit keiner Formumbildung der betreffenden Skelettheile zusammenhängt. Dagegen ist an den Wirbelbögen noch einer wichtigen Neubildung zu gedenken, nämlich der Entwickelung der queren Fortsätze.

An der Stelle, wo die Wirbelbögen nach hinten umbiegen, wachsen

* Wenn man an einer solchen Wirbelsäule die in der Verknöcherung begriffenen knorpeligen Theile durch Kupfervitriol grün färbt, treten sie schon bei auffallendem Lichte deutlich hervor, indem die sie einfassenden und sich nicht färbenden Faserknochentheile durch das unterliegende Pigment der Rückenmarkshüllen dunkel erscheinen (*Fig. 346*).

knorpelige Fortsätze aus ihnen heraus und quer zwischen je zwei aus den Segmenten hervorgegangene Muskelbündel hinein, wobei ihnen der Weg durch eine Theilung der Muskelplatten in je eine obere und eine untere Masse vorgezeichnet wird (*Taf. XVIII Fig. 326. 327*, *Taf. XIX Fig. 338*). Diese sogenannten Querfortsätze der Wirbel liegen also in den Linien, in denen sich die bindegewebigen Schichten schneiden, welche die Muskelmasse der Wirbelsäule theils quer, den Segmenten entsprechend, theils horizontal in zwei über einander liegende Hälften theilen; auf diese Weise bilden die Querfortsätze die Stützen dieses Bindegewebsgerüstes, ohne jedoch Differenzirungsprodukte desselben zu sein, da sie deutlich nachweisbar von den Wirbelbögen auswachsen. Diejenigen des 2.—4. Wirbelbogenpaares entwickeln sich erst, nachdem die seitlichen Bögen ganz vollendet sind, die übrigen noch später. Der erste und der eilfte Wirbel sind hiervon ausgeschlossen; doch habe ich ausnahmsweise auch an dem letzteren Querfortsätze gefunden. Diese Fortsätze sind lateralwärts mehr oder weniger horizontal abgeplattet und verbreitert; und sobald sie eine gewisse Länge erreicht haben, erkennt man an ihnen eine Theilung in ein kürzeres Wurzelstück und ein längeres Aussenglied, indem die Zellenmasse in einer zur Länge des Fortsatzes queren, scheibenförmigen Schicht weicher bleibt und die Zellen länglich werden (*Taf. X Fig. 192*). Es ist dieselbe histiologische Umbildung, durch welche die Entwickelung der Zwischenwirbelgelenke in den später zu erwähnenden Intervertebralwülsten eingeleitet wird; und indem dadurch in einigen der queren Wirbelfortsätze noch lange nach eingetretener Verknöcherung eine gewisse Beweglichkeit an jener Stelle erhalten bleibt, stehe ich nicht an, dieselbe für ein rudimentäres Gelenk zu erklären. Im allgemeinen ist diese Entwickelung allen queren Wirbelfortsätzen gemeinsam; das Mass ihrer Ausbildung wechselt aber nicht unerheblich in den verschiedenen Wirbeln (*Taf. XIX Fig. 346*). Die drei ersten Fortsätze (2.—4. Wirbel) sind gleich gebildet, ziemlich platt und breit, am Gelenke verdickt; der zweite derselben (dritter Wirbel) ist der längste und lässt daher die Einzelheiten am bequemsten übersehen. Sein Aussenglied ist am Gelenke sehr dick, nach aussen davon aber an der Oberseite stark ausgeschweift, sodass es einen besonderen Gelenktheil mit leicht konkaver Gelenkfläche besitzt. Das laterale Ende ist namentlich rückwärts hakenförmig verbreitert, und diese hintere Spitze nähert sich dem entsprechenden Theile des folgenden Wirbels oft nicht unbeträchtlich. Die Verknöcherung unseres Fortsatzes beginnt ebenfalls mit einer Faserknochenrinde, welche am Wurzelstücke eine einfache Fortsetzung

vom Wirbelbogen her und am Gelenkwulste unterbrochen ist, um am Aussengliede sich auf den mittleren Abschnitt zwischen dem Gelenktheile und dem breiten Ende zu beschränken. Die Verknöcherung des inneren Knorpels geht dem entsprechend von zwei durch das Gelenk getrennten Ossifikationspunkten im Wurzelstücke und im Aussengliede aus, sodass die ganze Gelenkpartie und das laterale Ende des Aussengliedes noch in vollständig entwickelten Unken knorpelig erscheinen. In älteren Thieren verknöchert endlich auch die erstere, lässt sich jedoch noch lange in einem queren Wulste oder Höcker etwa in der Mitte des ganzen Fortsatzes, wesentlich dem Gelenktheile des Aussengliedes, wieder erkennen; das freie Ende des letzteren verknöchert aber niemals, sondern bleibt durch das ganze Leben knorpelig. Aehnlich, nur bei etwas geringeren Massen, sind die Verhältnisse des ersten und dritten Fortsatzes. Die folgenden vier Fortsätze (5.—8. Wirbel) sind viel schmächtiger und kürzer als der zweite, und ihre Gelenke schwinden viel früher, wogegen die knorpeligen Enden sich ebenfalls dauernd erhalten. Diese Fortsätze sind in Uebereinstimmung mit den Verschiebungen der queren Muskelgrenzen mehr oder weniger bogenförmig nach vorn gerichtet (*vgl. Taf. XIX Fig. 343*). Derselbe Verlauf und Erfolg der Verknöcherung wie bei ihnen findet sich auch am achten und neunten Fortsatze (9. und 10. Wirbel), welche nur in ihrer Gestalt auffällig abweichen. Der quere Fortsatz des neunten Wirbels ist bei der Unke bekanntlich in seinem lateralen Theile beilförmig verbreitert und ansehnlich grösser als alle übrigen, sodass sein knorpeliges Ende einen langen Saum bildet. Der letzte Fortsatz endlich ist nicht immer rudimentär entwickelt; an der von mir abgebildeten Wirbelsäule eines beinahe erwachsenen Thieres ist er auf der rechten Seite ebenso lang und nur schmäler als der vorangehende, sodass die Knorpelsäume beider zu einer kontinuirlichen Platte verschmolzen sind. Ob darin eine seltene Ausnahme oder ein häufigeres Vorkommen zu sehen ist, habe ich festzustellen versäumt; jedenfalls lässt ein solcher Befund vermuthen, dass auch an anderen, namentlich den vorderen Fortsätzen, deren Knorpelenden ich bisweilen einander sehr genähert antraf, dieselben gelegentlich verschmelzen. — Damit schliesse ich die Entwickelungsgeschichte der Wirbelbögen, der lateralen paarigen Grundlagen der Wirbelsäule und wende mich zu dem unpaaren, axialen und zugleich ursprünglicheren Theile der Wirbelsaite und ihrer äusseren Scheide.

Solange die knorpeligen Wirbelbögen noch wenig entwickelt sind, bleibt die äussere Chordascheide, der sie mit ihren länglichen Basen an der oberen

Seitenlinie aufsitzen, in dem schon früher beschriebenen, im ganzen Umfange der Wirbelsaite gleichförmigen Zustande. Ohngefähr zur Zeit, wenn die Querfortsätze sich entwickeln, hört der indifferente Zustand auf. Zunächst verdickt sich die ganze Oberseite der äusseren Chordascheide unter Vermehrung sowohl der Grundsubstanz wie der Kerne zu einer festeren Unterlage für die Wirbelbögen, während ihre Bauch- und Seitentheile unverändert bleiben (*Taf. IX Fig. 171. 172*). Sehr bald beginnt jene verdickte Oberseite sich in Knorpelsubstanz zu verwandeln und zwar in der Weise, wie ich es für die Knorpelbildung mit reichlicher, ursprünglicher Interkapsularsubstanz beschrieb, was sich also auch auf die Chordascheide in der Schädelbasis bezieht. Aber so wenig jene Verdickung eine ebene Platte darstellt, so wenig ist auch die Knorpelbildung in derselben eine nach Form, Ausbildung und Aenderung der Zellen fortlaufend gleichförmige. Da die ursprüngliche, leistenförmige Basis an jedem Wirbelbogen bestehen bleibt, so wird die äussere Chordascheide nur in der Mitte zwischen zwei Wirbelbogenpaaren, wo deren Basen aufhören, in ihrem ganzen Umfange frei daliegen; an diesen schmalen Stellen ist ihr Durchschnitt siegelringförmig. Im Bereiche der Wirbelbogenbasen wird aber ihre obere Platte, da sie viel schwächer ist als jene, von ihnen zu beiden Seiten eingedrückt, und ihre Masse daher gegen die Mitte zusammengedrängt. Und zwar beschränkt sich dieser Druck nicht bloss darauf, dass die mit der noch unveränderten Chordascheide verwachsenen Wirbelbogenbasen deren spätere Entwickelung von Anfang an beeinträchtigen; sondern indem sie sich in der Folge medianwärts verdicken und konvexe Anlagerungsflächen erhalten, wird die zwischenliegende Masse der Chordascheide thatsächlich zusammengedrückt, sodass sie sogar in der Mitte etwas unter das Niveau der Wirbelbogenwurzeln einsinkt (*Taf. IX Fig. 177, Taf. X Fig. 192*). Diese Auffassung wird wesentlich unterstützt durch die Bilder der Mediandurchschnitte (*Taf. IX Fig. 164*). Aus diesen ergibt sich, dass jene freien intervertebralen, d. h. an der Scheidegrenze zweier künftigen Wirbel gelegenen und beiden gemeinsam angehörigen Abschnitte der Chordascheide anfangs mitsammt der Wirbelsaite quer nach oben ausgebogen sind, sodass die Rückenlinie beider Theile festonartig verläuft, in den vertebralen Abschnitten sich einsenkt, in den intervertebralen aber zu einer Spitze erhebt. Die aus diesen Durchschnittsbildern erschlossene plastische Form des axialen Hauptheils der künftigen Wirbelkörper ist also auch bei unserem Thiere, wenigstens im oberen Theile, die sogenannte doppelkegelförmige, welche ich mir eben dadurch entstanden

denke, dass die vertebralen Abschnitte durch die Wirbelbogenbasen zusammengedrückt und in Folge dessen die zugehörigen intervertebralen Theile in quere Erweiterungen hervorgedrängt werden. Und der weitere Verlauf der Entwickelung verleiht der Annahme dieser Formbedingungen noch einen Anhaltspunkt, indem die unbehinderten intervertebralen Abschnitte der Chordascheide gegenüber den zwischen den Wirbelbogenbasen eingezwängten vertebralen ein auffallend überwiegendes Wachsthum zeigen, und zwar in Uebereinstimmung mit den vorausgesetzten Ursachen in querer Richtung. An diesen intervertebralen Stücken der äusseren Chordascheide kommt zunächst ebenso wie an den vertebralen nur die dorsale, verdickte Platte in Betracht, welche dem Querdurchschnitte wie erwähnt die Form eines Siegelrings verleiht. Ihre starke Wucherung äussert sich darin, dass sie sehr bald nicht nur den von der Erweiterung der Wirbelsaite eingenommenen Raum jener dachförmigen Ausbiegung ausfüllt, sondern darüber hinaus zu einem nach innen vorragenden queren Wulste sich entwickelt, dessen fortdauernde Anschwellung die vorher weitesten intervertebralen Stellen der Wirbelsaite immer mehr von oben her zusammendrückt und abplattet (*Taf. IX Fig. 164—166. 178*). Diese nach oben und unten (aussen und innen) vorragenden intervertebralen Scheidentheile, die Intervertebralwülste, sind aber auch histiologisch von den vertebralen in einer Weise unterschieden, dass daraus noch weitere Belege für meine Auffassung ihrer Formbedingungen geschöpft werden können (*Taf. IX, X Fig. 191—193*). In den vertebralen Abschnitten wird die dorsale Platte der äusseren Chordascheide sehr bald vollkommen knorpelig; die Merkmale aber, welche sie zu jeder Zeit sehr deutlich von den aufsitzenden Wirbelbogenbasen unterscheiden, sind die zur Wirbelsaite koncentrische Anordnung ihrer Zellen und das Aussehen der Interkapsularsubstanz, welche dunkler erscheint und sich intensiver färben lässt als in dem angrenzenden älteren Knorpel. Ausserdem wachsen diese knorpeligen vertebralen Theile der Chordascheide kaum merklich und erhalten sehr frühzeitig Kalkablagerungen. Unter den schräg aufsitzenden Wirbelbogenbasen verdünnen sie sich lateralwärts, um darauf die Seiten und die Bauchfläche der Wirbelsaite in dem unveränderten früheren Zustande als nichtzellige, hautartige Schicht zu umgeben. Viel später als in den eben beschriebenen Platten, den eigentlichen Kernen der künftigen Wirbelkörper, erscheinen jene histiologischen Umbildungen in den Intervertebralwülsten, welche ich daher nicht ohne weiteres Intervertebralknorpel nennen möchte. Schon in ihrer ersten, dachförmig ausgebogenen Anlage

vermehren sich die freien Kerne in der weichen Grundmasse ansehnlich und strecken sich zugleich quer zur Körperaxe. In Uebereinstimmung mit der Wucherung der ganzen Wülste steigert sich die Vermehrung der verlängerten Kerne gegen die ideale Grenze zweier Wirbel; dort bilden sie lange Zeit eine dunkele Scheidewand, welche den Intervertebralwulst in seiner Mitte quer durchsetzt. Vor und hinter dieser Scheidewand, also gegen die anstossenden vertebralen Knorpelplatten nimmt die Anhäufung der Kerne allmählich ab, d. h. sie treten weiter auseinander, wobei sie ihre längliche Gestalt und quere Lage verlieren. Dort beginnt auch die Knorpelbildung, welche wie überall im entstehenden Knorpel durch mässig breite helle Säume um die freien Kerne eingeleitet wird, zuallererst, um erst später und allmählich gegen die mittlere Scheidewand des Intervertebralwulstes vorzudringen. Selbstverständlich wird durch das Auseinanderrücken der Zellen eine Vergrösserung der zur Knorpelbildung vorbereiteten Masse herbeigeführt, welche darauf an die oben bezeichneten vertebralen Theile der anstossenden Wirbelkörper sich anschliesst und dadurch eine Längenzunahme derselben bedingt. Die vorderen und hinteren Hälften der Intervertebralwülste stellen also die Epiphysen der Wirbelkörper dar, welche, wie schon GEGENBAUR nachwies, das Längenwachsthum derselben wesentlich besorgen. Dies wird aber erst vollständig deutlich, wenn man sich die Bedeutung der Verschiedenheit in den geschilderten histiologischen Zuständen vergegenwärtigt. Wenn es unserer Ueberlegung natürlich erscheinen möchte, dass überhaupt kein Gewebe in selbstthätig und stark wuchernden, sondern nur in relativ zur Ruhe gekommenen Theilen sich weiter differenziren kann, so muss dies ganz besonders für die von mir beobachtete Knorpelbildung gelten, weil dort nicht bereits fertige Zellen sich umzubilden haben, sondern solche erst um freie Kerne herum hergestellt werden sollen. Daher lassen sich die frühzeitige Verknorpelung und Verkalkung der vertebralen Platten der äusseren Chordascheide füglich als eine Folge ihres langsameren Wachsthums betrachten, während die Verzögerung derselben Vorgänge in der unmittelbaren, intervertebralen Fortsetzung jener Platten auch schon vor dem Erscheinen deutlicher Intervertebralwülste die Stellen andeutet, wo ein überwiegendes Wachsthum der äusseren Chordascheide sich vorbereitet. In innigem Zusammenhange damit steht unzweifelhaft die längliche Form und quere Lage der sich rapid vermehrenden Kerne jener Wülste, indem sie ganz offenbar die Richtung angeben, in welcher die Wucherung der einzelnen Elemente und der ganzen Massen den freiesten Spielraum hat und andererseits dem stärksten Wider-

stande ausgesetzt ist. Die Intervertebralwülste deuten also die begünstigten Stellen der in einem gleichmässigen Wachsthum behinderten äusseren Chordascheide an, von welchen aus der angesammelte Bildungsstoff in dem Masse, als die vertebralen Widerstände seiner Ausdehnung bei der allgemeinen Verlängerung des Körpers auseinanderrücken, sich den ursprünglichen Mittelstücken der Wirbelkörper anpasst und sie verlängert. Nach dem Kausalzusammenhange der Erscheinungen ist nun die Bildung der Intervertebralwülste, also auch der Wirbelkörper, für eine Folge der Wirbelbogenbildung anzusehen; und da diese von den ursprünglichen Segmentgrenzen abhängt, so ist auch die Abgrenzung der ganzen Wirbelkörper, welche mit den Segmenten nicht korrespondiren, immerhin aus einer mittelbaren, mechanisch morphologischen Wirkung der allgemeinen Segmentirung zu erklären.

Die bisher allein betrachteten dorsalen Theile der äusseren Chordascheide sind nun freilich die wichtigsten, aber nicht die einzigen Anlagen der Wirbelkörper, in welche vielmehr auch bei unserem Thiere die Wirbelsaite mit ihrer ganzen äusseren Scheide eingeht. Die lateralen und ventralen Theile der letzteren bleiben an den vertebralen wie an den intervertebralen Abschnitten lange Zeit in ihrer Textur vollständig indifferent; und selbst wenn endlich um ihre freien Kerne Zellen sich zu bilden anfangen, so bewahrt das Gewebe zunächst auch an den vertebralen Abschnitten, wo es aufwärts in die dorsalen Knorpelplatten übergeht, den indifferenten Charakter, welcher am meisten noch mit der Beschaffenheit der scheidewandähnlichen Mitte der Intervertebralwülste übereinstimmt (*Taf. IX,X*). Weit auffälliger ist die morphologische Veränderung dieses grössten Theils der äusseren Chordascheide, welche sie aber nur im engsten Anschlusse an die Wirbelsaite ausführt. Ich erwähnte bereits, wie die Intervertebralwülste die darunterliegenden, vorher weitesten Abschnitte der Wirbelsaite von oben her zusammendrücken, sodass dort gerade intervertebrale Verengerungen derselben gegenüber den weiter bleibenden vertebralen Theilen entstehen. Wenn man nun gegen das Ende der Larvenzeit die intervertebralen Chordaabschnitte ganz geschwunden sieht, so liegt es allerdings nahe, diesen Schwund aus dem fortgesetzten Drucke der Intervertebralwülste zu erklären. Bei näherer Untersuchung ergibt sich jedoch, dass eine Schrumpfung der Wirbelsaite unter entsprechender Faltung ihrer ganzen inneren und des häutigen Theils der äusseren Scheide zu einer Zeit eintritt, wann der Intervertebralwulst eben erst ihre Oberseite abgeplattet hat; und dieses andauernde Zusammenfallen der Wirbelsaite in senkrechter Richtung

führt zu ihrem vollständigen Schwunde an den bezeichneten Stellen, wann die Intervertebralwülste etwa so tief hinabgewachsen sind, dass sie bei passivem Verhalten der Chorda erst deren Axenhöhe erreicht hätten (*Fig. 164–166*). Mag also die Atrophie der Wirbelsaite durch die Wirbelbildung gefördert werden, so ist doch ihr Schwund nicht der einfache Ausdruck des von den Intervertebralwülsten ausgeübten Druckes, sondern eine Folge ihrer inneren Destruktion, deren Beginn ich bereits in der zellenzerstörenden Entwickelung der Vakuolen erblicke. Während jenes Rückbildungsprocesses muss natürlich der gleichfalls schrumpfende häutige Theil der äusseren Chordascheide seine beinahe ringförmige Gestalt einbüssen und zu einem ebenen, queren Bande werden, welches sich der Unterfläche des Intervertebralwulstes eng anschliesst. Dieses Band löst sich aber niemals von dem Wulste ab, dessen seitliche, untere Fortsetzung um die Wirbelsaite herum es ursprünglich war, sondern verschmilzt mit ihm nach dem Schwunde der letzteren in der ganzen Fläche, um an der Bauchfläche dieser Anlage eines Zwischenwirbelgelenks in die gleichen bindegewebigen Theile (Zwischenwirbelbänder) sich zu verwandeln, welche oben von den oberflächlichen Schichten des Intervertebralwulstes selbst geliefert werden. In der Gelenkregion geht also die Wirbelsaite, wenn sie auch nicht in den Knorpel aufgenommen wird, immerhin innerhalb der einheitlichen Wirbelanlage zu Grunde. — Noch deutlicher wird ihre Aufnahme in den Wirbelkörper an den vertebralen Abschnitten. Dort fällt ihr Schwund ganz auf Rechnung ihrer Atrophie, indem der darüberliegende Mitteltheil des Wirbelkörpers seine zuerst gewonnene Form so gut wie gar nicht verändert, also als eine in der Querrichtung nur wenig gewölbte Platte auf der Wirbelsaite ruhen bleibt. Natürlich kann aber die letztere in diesen vertebralen Abschnitten nicht so schnell schwinden wie unter den abwärts wuchernden Intervertebralwülsten. Denn zur Zeit, wann die schrumpfende äussere Chordascheide die letzteren bereits mit ihrer ganzen Fläche berührt, besteht zwischen ihr und dem Mittelstücke jedes Wirbelkörpers noch ein viereckiger Raum, dessen Höhe gleich ist dem Masse der unteren Vorragung der ihn vorn und hinten abschliessenden Intervertebralwülste, und welcher noch von den vertebralen Resten der Wirbelsaite gefüllt ist; diese Theile sind also auch bei den Unken die am längsten persistirenden. Jene allseitig geschlossenen Räume und die sie ausfüllenden Chordareste nehmen weiterhin in dem Masse ab, als die unteren Vorragungen der Intervertebralwülste bei dem beschriebenen Längenwachsthum des Wirbelkörpers sich zurückbilden; endlich beschränken

sie sich nur noch auf die flache Wölbung des knorpeligen Wirbelkörpers, worauf der Atrophie der Wirbelsaite in eigenthümlicher, gleich näher zu beschreibender Weise ein Ziel gesteckt wird. Die zugehörigen unteren Theile der äusseren Chordascheide geben nun freilich gegen das Ende des geschilderten Rückbildungsprocesses ihren ursprünglichen kontinuirlichen Zusammenhang mit den knorpeligen dorsalen Scheidentheilen oder eben dem Mittelstücke des Wirbelkörpers auf, lösen sich aber dort, d. h. an der unteren Grenze der Wirbelbogenbasen durchaus nicht von dem betreffenden Wirbel ab, sondern passen sich ähnlich wie an den Intervertebralwülsten der anstossenden oberflächlichen Skeletschicht, nämlich dem Faserknochen an (*Fig. 193*). Es verwandelt sich also der vertebrale untere Abschnitt der äusseren Chordascheide schliesslich in die periostale Knochenrinde an der Bauchfläche des Wirbelkörpers und geht somit ganz offenbar in den Bestand desselben ein, sowie er jederzeit die unmittelbare Fortsetzung der bereits geschilderten Zwischenwirbelbänder bleibt. Dadurch werden aber natürlich die vertebralen Chordareste in das Innere des Wirbelkörpers eingeschlossen, wo sie jedoch nicht völlig zu Grunde gehen, sondern in bescheidenem Masse an seiner Bildung Antheil nehmen. Während nämlich das Fachwerk der atrophischen Wirbelsaite sich allmählich auflöst, erscheinen zwischen den zerrissenen und verknitterten Membranen, namentlich an der Innenseite der in dichte Falten zusammengezogenen inneren Scheide zuerst einzelne, dann immer zahlreichere Zellen, welche theils körnig und pigmentirt, zum Theil wie echte Knorpelzellen aussehen (*Fig. 166*). Da in der ausgebildeten Wirbelsaite unseres Thieres Zellen nicht mehr vorhanden sind, und ich überdiess die im einzelnen verfolgte Knorpelbildung niemals aus fertigen Zellen hervorgehen sah, so kann die Annahme, dass jene sekundären Chordazellen um die freien Kerne herum entstehen, keine Schwierigkeiten bieten. Nach dem völligen Schwunde der früheren Scheidewände füllen die neugebildeten Knorpelzellen den Raum des vertebralen Chordarestes immer mehr aus und schliessen sich, nachdem auch die Reste der inneren Scheide sich vollständig verloren haben, dem darüber befindlichen Knorpel in kontinuirlichem Zusammenhange an (*Fig. 193*). Aus allen diesen Beobachtungen ergibt sich aber, dass die bisher so oft wiederholte Lehre von der „epichordalen Wirbelbildung“ der Unke und einiger anderen Anuren, wonach die Wirbelsaite und ihre Scheiden in ein kontinuirliches Band verwandelt würden, welches ausserhalb der darüber entstehenden Wirbelsäule zu Grunde gehen soll, eine durchaus irrige ist. Rinnenförmige Vertiefungen

sind nur unter den Mittelstücken der Wirbelkörper vorhanden, welche aber durch die nach unten vorragenden Intervertebralwülste in ebenso viele Abschnitte geschieden werden, als Wirbel vorhanden sind. Die in diese getrennten Vertiefungen eingelagerten Abschnitte der Wirbelsaite sind nicht einmal dann, wenn sie ihre intervertebralen Verbindungen bereits eingebüsst haben, also in getrennte Stücke verwandelt sind, mit einem platten und gar bindegewebigen Bande zu vergleichen; später erfolgt aber, wie ich gezeigt habe, eine solche Umbildung der isolirten Chordareste ebensowenig als ihre Lösung von den Wirbeln und ein darauffolgender völliger Schwund, indem sie in Knorpel verwandelt die früheren Vertiefungen der vertebralen Knorpelplatten ausgleichen und mit der verknöchernden Scheide die kleine untere Hälfte des vollständigen Wirbels bilden. Auch sind diese Thatsachen durchaus nicht schwer nachweisbar, und man überzeugt sich von denselben schon mit Zuhilfenahme der Lupe oder selbst mit unbewaffnetem Auge an jungen Unken während und nach der Metamorphose. Anfangs, wenn die atrophische Wirbelsaite sich noch mit einiger Mühe als kontinuirliches Gebilde von der Bauchsaite der Wirbelsäule ablösen lässt, geschieht dies gerade an den weniger verdünnten vertebralen Abschnitten ziemlich leicht, während die einzigen bandartigen Theile, nämlich die schmalen intervertebralen Streifen, mit den Intervertebralwülsten bereits fest zusammenhängen, sodass sie nur bei stärkerem Zuge sich ruckweise von den letzteren trennen oder selbst mitten durchreissen. Etwas später lässt sich eine Kontinuität der Wirbelsaite durchaus nicht mehr darstellen und die getrennten, aber noch weichen vertebralen Chordareste sind durch eine derbe Haut nach unten abgeschlossen, durch welche man vermittelst eines tastenden Instruments den Eindruck einer Fluktuation empfängt. Diese Haut oder die äussere Chordascheide lässt sich aber an ihren schon theilweise verknöcherten Rändern ohne gewaltsame Zerreissung vom Wirbelkörper nicht mehr trennen; und indem ihre Verknöcherung fortschreitet, wird auch die breiige Innenmasse oder der eigentliche Chordarest durch seine Umwandlung in Knorpel ganz fest.

Die Wirbelkörper der Unke entstehen demnach ungleich wie die Wirbelbögen aus mehren verschiedenen Anlagen. Unter diesen steht die äussere Chordascheide obenan, an der sich unter dem Einflusse der Wirbelbogenbildung die vertebralen Abschnitte von den epiphysenartigen Intervertebralwülsten scheiden. An beiderlei Theilen sind es bei unserem Thiere die dorsalen Hälften, welchen der Apparat der Bildung zufällt; die unteren Hälften

schliessen sich den ersteren als untergeordnete peripherische Schichten der Bauchfläche des Wirbels an. Dadurch wird die atrophische Wirbelsaite freilich in das Innere des Wirbels, nur nicht in seinen Axentheil aufgenommen; unter den Epiphysen obliterirt sie dicht unter der oberflächlichen Bandmasse vollständig, an den Mittelstücken bildet sie ohngefähr das untere Drittheil der Knorpelmasse. Es ergibt sich daraus, dass die Axe der eben erst angelegten Wirbelsäule, welche anfangs natürlich mit derjenigen der Wirbelsaite zusammenfiel, während der Atrophie der letzteren immer höher bis in die dorsale Platte der äusseren Chordascheide hinaufrückt. Daher müssen die Wirbelbogenbasen, welche den primitiven doppelkegelförmigen Wirbelkörpern ganz oben aufsassen, den sich nach oben zusammenziehenden Körpern endlich vollständig seitlich anliegen, was noch dadurch unterstützt wird, dass die Krümmung der Wirbelbögen im Laufe der Entwickelung von oben her zusammengedrückt wird, und daher ihre Wurzelstücke sich stark zur Seite neigen. Dadurch werden aber ihre Basen ganz und gar in den anatomischen Bestand der Wirbelkörper aufgenommen, welche in Folge dessen eine breitere Form annehmen.

Sowie schon hinsichtlich der Bögen der erste und die letzten Wirbel sich von den übrigen unterscheiden, gilt auch die voranstehende Beschreibung der Wirbelkörper vollständig nur für den 2.–8. Wirbel. Der erste Wirbelkörper enthält freilich keine neuen Theile, zeigt aber doch gewisse Abweichungen. Minder wesentlich erscheint es, dass die Wirbelbogenbasis am ersten und theilweise auch noch am zweiten Wirbel von Anfang an an der Seite tiefer hinabreicht und so sich den gleichen Verhältnissen im hintersten Theile der Schädelbasis anschliesst; denn diese Abweichung wird später durch die beschriebene relative Lageveränderung der übrigen Wirbelbogenbasen wieder ausgeglichen (*Taf. IX Fig. 170. 176*). Bemerkenswerther ist die Thatsache, dass aus dem allerdings schwach entwickelten Intervertebralstücke zwischen dem ersten Wirbelkörper und der Schädelbasis sich kein Gelenk ausbildet (*Taf. IX Fig. 166*). Dies steht jedenfalls damit in Zusammenhang, dass das hintere Bogenpaar der Schädelbasis nicht rechtwinkelig zur Wirbelsaite, sondern schräg nach aussen und hinten aufsteigt, sodass zwischen seiner Basis und derjenigen des ersten Wirbels ein viel grösserer Zwischenraum entsteht als zwischen den anderen Wirbelkörpern. In diesem Raume verwandelt sich nun die Gelenkanlage der äusseren Chordascheide in ein starkes Band, indem sie noch vor der Bildung einer vollkommenen Knorpelmasse ihre Entwickelungsrichtung ändert und häutig wird. Dieses

Band ist also nicht etwa den übrigen Zwischenwirbelbändern, sondern nur den Gelenken selbst vergleichbar, besonders da unter ihm die atrophische Wirbelsaite mit den übrigen Theilen ihrer Scheide sich dem von der Schädelbasis zum ersten Wirbel hinüberziehenden Periost anschliesst, und so eine von Anfang an rein bindegewebige Verbindung beider Skelettheile von dem nachträglich umgebildeten Gelenke sondert. Die bezeichnete Krümmung der Occipitalbögen lässt sie ferner das Bogenpaar des ersten Wirbels in viel geringerer Höhe erreichen, als es bei den übrigen Wirbeln der Fall ist, sodass, wenn auch die an den beiden lateralen Berührungsstellen entstandenen Gelenke sich physiologisch als Stellvertreter der zwischen den Wirbelkörpern bestehenden einfachen Gelenke darstellen mögen, ihre genetische Bedeutung als Zwischenbogengelenke doch nicht in Zweifel gezogen werden kann.

Vom neunten Wirbel rückwärts tritt zu den bereits besprochenen Anlagen der Wirbelkörper noch ein besonderes, nur dieser Gegend der Wirbelsäule eigenthümliches Stück, nämlich ein in dem Bauchtheile der äusseren Chordascheide sich entwickelnder Knorpelbalken, der ohngefähr unter der Mitte des neunten Wirbels anfängt und rückwärts eine ansehnliche Strecke über die letzten Wirbelbogenanlagen hinaus reicht (*Taf. XI Fig. 196*). Seine erste Entstehung ist mir nicht bekannt; da ich aber die Knorpelbildung in der äusseren Chordascheide an anderen Stellen kennen gelernt habe, so zweifele ich nicht daran, dass auch jener Knorpelbalken ebenso entsteht. Zwischen demselben und der Wirbelsaite bleibt noch ein schmaler Streifen unveränderten Gewebes von der äussern Chordascheide bestehen; an beiden Seiten geht er kontinuirlich in die gleichfalls noch unveränderten lateralen Theile derselben über, welche sich oberhalb der Wirbelsaite vom zehnten Wirbel an rückwärts ganz besonders deutlich von den Wirbelbogenbasen abgrenzen (*Taf. IX Fig. 179*). Sobald die Schrumpfung der Wirbelsaite überhaupt anfängt, wird sie unter dem neunten Wirbel zuerst platt zusammengedrückt, indem das Vorderende des Balkens sich in die ventrale Ausschweifung der oberen Knorpelplatte einfügt, um so einen Theil der untern Hälfte des künftigen Wirbelkörpers zu bilden (*Fig. 196*). Die Wirbelsaite zieht sich daher hinter dem achten Zwischenwirbelgelenk in die Höhe, um aus dem Bauchtheile des achten Wirbelkörpers in die Axe des neunten zu gelangen und diese Lage in den folgenden Wirbeln zu behalten, woselbst sie aber noch längere Zeit annähernd cylindrisch bleibt.

Hinter dem zehnten und hinter dem eilften Wirbelbogen, welche beide

einen oberen Schluss sehr deutlich erkennen lassen, bilden sich ebenfalls die Gelenkanlagen gerade so wie zwischen den übrigen Wirbelkörpern, sodass an der vollständigen, diskreten Anlage jener beiden Wirbel nicht zu zweifeln ist, obwohl später die Gelenke sich nicht ausbilden, sondern einer Verschmelzung der Wirbelbogenbasen Platz machen. An die Basis des eilften Wirbelbogens schliesst sich dann die epichordale Knorpelplatte des rudimentären zwölften Wirbels an, an deren Ende ich ebenfalls eine quere Ausbiegung als Andeutung eines rudimentären Intervertebralwulstes fand. Dahinter hört die Knorpelbildung im dorsalen Theile der äusseren Chordascheide ganz auf und zieht sich nur noch der hypochordale Knorpel eine Strecke weit unter der Wirbelsaite hin; und da in Folge der frühzeitigen Verkümmerung des Schwanzes der Anuren auch die Atrophie der Wirbelsaite und ihrer nicht weiter entwickelten Scheide dort früher beginnt, so stellen sich ihre Reste schon zur Zeit der Metamorphose als ein plattes Band dar, welches auf der ziemlich ebenen Oberseite des hypochordalen Knorpelbalkens ruht (*Taf. IX Fig. 180*). — Alle hinter dem neunten Wirbel liegenden Theile des Stammskelets verschmelzen später zu dem sogenannten Steissbein der Anuren, welches also in seiner vorderen und hinteren Hälfte verschieden zusammengesetzt ist; beiden gemeinsam ist als bleibender Bestandtheil der kontinuirliche Knorpelbalken, dazu kommen in der vorderen Hälfte drei Wirbelanlagen (*Taf. XI Fig. 196, Taf. XIX Fig. 346*). Diese verschmelzen nicht nur mit ihren Körpern, sondern auch im Bogentheile durch eine vollständige Verknöcherung der Zwischenbogenbänder zu einer engen Röhre, welche nur an jeder Seite zwei feine, später ziemlich weit von einander entfernte Löcher zeigt, deren Bedeutung durch die austretenden zehnten und eilften Nervenstämme* genügend bezeichnet wird, sodass dadurch Zahl und Grenzen der diesem Skelettheile zu Grunde liegenden Wirbel auch an alten Thieren deutlich kenntlich bleiben. Diese hinter dem letzten (zwölften) Wirbelbogen und zwar vor der Mitte des ausgebildeten Steissbeins frei ausmündende, im späteren Leben ausserordentlich enge Röhre ist also eine unzweifelhafte, nur nach der relativen Zusammenziehung des Rückenmarkes unbenutzte Fortsetzung des Rückenmarkskanals. In ihrem dicken Boden wird aber die Wirbelsaite nicht einfach zum Schwunde gebracht, indem sie zwischen dem epichordalen und dem hypochordalen Knorpel zusammengepresst würde, sondern ich sah dort

* Das zarte letzte (eilfte) Nervenpaar scheint bisher übersehen worden zu sein (vgl. Ecker Nr. 41 *Taf. XXIV Fig. I. II*).

eine Knorpelbildung grade so wie in den übrigen Wirbeln und namentlich in der oberen Hälfte sich vollziehen, sodass sie jedenfalls an der Verbindung jener beiden Knorpeltheile thätigen Antheil nimmt. Hinter diesem vorderen, aus drei Wirbeln zusammengesetzten Abschnitte des Steissbeins besteht der hintere in Ermangelung jeder Wirbelanlage wesentlich aus dem kontinuirlichen hypochordalen Knorpel, sodass dieser letzte Abschnitt der Wirbelsäule weder mit ganzen Wirbeln noch mit Wirbelkörpern verglichen werden kann. Dieses einfache Ende der Wirbelsäule ist anfangs sehr kurz, da es dicht hinter dem zwölften Spinalnervenpaare, also auch dem zwölften Wirbelbogenpaare aufhört (*vgl. Taf. XIX Fig. 343*). Später wächst es mit dem ganzen Steissbeine in bedeutendem Masse; seine hintere Spitze bleibt stets knorpelig.

Da alle Beobachter von Dugès an die Wirbelbildung der Unke und der ihr darin nächstverwandten Batrachier (Pelobates, Hyla, Pipa) als nicht unwesentlich verschieden von derjenigen der übrigen Amphibien behandeln, so will ich meine Untersuchungen an den letzteren, und zwar sowohl Anuren als Salamandrinen zu leichterem Vergleiche hier folgen lassen. Die sogenannte perichordale Wirbelentwickelung des grünen Frosches und der Kreuzkröte fand ich nur in untergeordneten Punkten von der unpassenderweise sogenannten epichordalen Wirbelbildung unterschieden. Die Grundlagen der Wirbelsäule, die Wirbelsaite, die sie cylindrisch einschliessende äussere Scheide und die knorpeligen Wirbelbogenanlagen sind bei allen Anuren die gleichen; und da ferner überall die Bögen sich in gleicher Weise weiter entwickeln, die äussere Chordascheide vollständig in die Wirbelkörper aufgeht und die Wirbelsaite daher in deren Inneres aufgenommen wird, so besteht die Verschiedenheit lediglich in der äusseren Form der aus der Scheide hervorgehenden Theile. Ihre vertebralen Abschnitte bleiben nämlich in der Gruppe der Frösche und Kröten gleichmässig cylindrisch und verknöchern ringförmig*, wesshalb sich auch die entsprechenden Chordareste in derselben Gestalt und in der Mitte des Wirbelkörpers erhalten; während das einseitig dorsale Wachsthum derselben Anlage in der anderen Anurengruppe [Bombinator, Hyla] zur Abplattung des Ringes und zu einer relativen Verdrängung des ebenso gestalteten vertebralen Chordarestes in die untere Hälfte des Wirbelkörpers führt. Die häufig dauernde Konservirung solcher Reste bei den Fröschen kann keine besondere Bedeutung

* Der Knorpelknochen ist nicht gleich anfangs ringförmig, sondern fliesst zu dieser Form aus zwei Seitenhälften zusammen, welche sich oben früher vereinigen als unten.

beanspruchen, da sie zuweilen an einzelnen Wirbeln dieser Thiere und bei den zu derselben Gruppe gehörenden Kröten durchweg vermisst wird. Der Unterschied in der Entwickelung der intervertebralen Wülste ist eigentlich noch geringfügiger, indem die ursprünglich einfache Ringform der intervertebralen Scheidentheile überall verändert wird. Zunächst ist deren Erweiterung hervorzuheben, welche die Doppelkegelform der primitiven Wirbelkörper, wenn auch vorübergehend, herbeiführt. Diese Erweiterung ist aber nicht vollständig ringförmig, sondern bei der Unke und dem Laubfrosche nur in der dorsalen Platte ausgeführt, bei den Fröschen vorherrschend an den Seiten angedeutet. Damit hängt auch die gleiche Ausbildung des eigentlichen Wulstes zusammen, welcher dort einseitig dorsal, hier in zwei lateralen Seitenhälften sich entwickelt und daher die eingeschlossenen Chordaabschnitte einerseits zu einer horizontalen und tiefgelegenen, andererseits zu einer senkrechten, medianen Platte zusammenschnürt. Da jedoch die Kröten, wie schon Gegenbaur nachwies [Nr. 88 S. 23] und ich bestätigen kann, mit ihren aufwärts konvergirenden intervertebralen Wülsten ganz offenbar einen Uebergang der rein lateralen zur dorsalen Lage derselben darbieten, und ferner jene verschiedenen Formen und Lagen der Wirbelsaite in der hinteren Schädelbasis jedes einzelnen Individuums dicht auf einander folgen, so wird man jenen Unterschieden keinen besonderen Werth beimessen können.

Hat man einmal den in den wesentlichen Punkten allen Anuren gemeinsamen Verlauf der Wirbelbildung vollständig erkannt, so wird man in der Entwickelungsgeschichte der Wirbel der Salamandrinen, wenn man von den später zu erwähnenden accessorischen Querfortsätzen und unteren Bögen absieht, ebenso wenig erhebliche Abweichungen von der ersteren Entwickelungsform finden, als die perichordale und epichordale Form einander entgegen gestellt zu werden verdienen. Die Entwickelung der Wirbelsaite und ihrer Scheiden fand ich, wie bereits erwähnt, bei den Tritonen und der Salamandra maculata durchaus übereinstimmend mit derjenigen der Anuren. Im weiteren Fortgange der Wirbelbildung offenbart sich an diesem unpaaren, axialen Hauptheile eine grössere Regelmässigkeit, als sie bei den Anuren vorkommt und andererseits eine länger dauernde Sonderung von den paarigen, lateralen Wirbelanlagen, den Wirbelbögen (*Taf. X Fig. 194. 195*). Diese letzteren kommen in ihrer knorpeligen Anlage niemals mit knorpeligen Theilen der äusseren Scheide in Berührung, deren vertebrale Abschnitte selbst nach eingetretener Verknöcherung eine Zellenbildung um ihre freien Kerne vermissen lassen; anderer-

seits habe ich an älteren Salamanderlarven die Wirbelsaite mit ihrer verknöcherten Scheide durch die aufsitzenden Wirbelbogenbasen sehr deutlich eingedrückt gesehen, sodass darin der von mir angenommene Einfluss der Bogenbildung auf die Entwickelung der Wirbelkörper zum thatsächlichen Ausdrucke kommt. Doch ist die bleibende Doppelkegelform der letzteren nicht allein jenem Einflusse, sondern zugleich dem Umstande zuzuschreiben, dass die vertebralen Abschnitte der äusseren Chordascheide schon in dieser ursprünglichen Gestalt verknöchern und zwar im ganzen Umfange der Wirbelsaite in gleichmässig dünner Schicht. Dabei wird die homogene Grundmasse glasartig und zeigt noch längere Zeit die ausserordentlich platten, daher blass und gross erscheinenden freien Kerne. Was aus diesen letzteren in der späteren Entwickelungszeit wird, weiss ich nicht. Die Intervertebralwülste sind von Anfang an ebenfalls gleichmässig ringförmig angelegt und bezeugen durch ihre Verdickung und die dichte Anhäufung ihrer Elemente gegenüber jenen vereinzelten platten Kernen der vertebralen Abschnitte, dass die Wucherung der äusseren Chordascheide wesentlich auf die intervertebralen Wülste beschränkt ist. Ihre Kerne sind wie bei den Anuren je näher der Mitte, um so mehr in querer Richtung langgestreckt und schon früh von zarten Zellengrenzen umgeben. Die Knorpelbildung erfolgt jedoch nur in der inneren Hauptmasse des Wulstes; die äusserste Schicht verknöchert dagegen im Anschlusse an die zarte vertebrale Knochenrinde, sodass die letztere mit entsprechend zunehmender Erweiterung ihres Randes allmählich bis zur queren Mittelebene des Intervertebralwulstes vorrückt. Der letztere schnürt darauf, nach innen wuchernd, die Wirbelsaite ringförmig ein und bringt sie dort endlich zum völligen Schwunde; doch bleiben ihre vertebralen Erweiterungen nicht unverändert bestehen, sondern werden, wie es Gegenbaur entdeckt hat, in der Mitte ihrer Länge von einer in der Wirbelsaite selbst entwickelten Knorpelmasse durchwachsen. Nur kann ich mit Gegenbaur darin nicht übereinstimmen, dass dieser Knorpel bloss aus der Rindenschicht, also ausserhalb des eigentlichen Gallertkörpers und diesen ringförmig zusammenschnürend aus dort zurückgebliebenen embryonalen Zellen entstehe. Die letztere Annahme wird, wie ich zeigte, durch die früheste Entwickelungsgeschichte der Wirbelsaite und dadurch hinfällig, dass die Knorpelzellen auch mitten im Gallertkörper entstehen, wo von zurückgebliebenen embryonalen Zellen keine Rede sein kann. In der protoplasmatischen Rindenschicht wie im Gallertkörper sehe ich ganz übereinstimmend mit allen meinen übrigen Befunden über die Knorpelbildung die Zellen um die freien

Kerne sich entwickeln. Am ersten Orte beginnt dieser Vorgang schon zur Zeit, wann die Intervertebralwülste nach innen zu wuchern beginnen. Die neu entstandenen Knorpelzellen nehmen in dem Masse, als sie durch fortdauernde Neubildungen und vielleicht auch durch nachträgliche Theilungen sich vermehren und durch Wachsthum sich vergrössern, einen immer grösseren Raum in Anspruch, was natürlich nur auf Kosten des schrumpfenden Fachwerks und der allmählich aufgesogenen Flüssigkeit des Gallertkörpers geschehen kann. So wird der letztere nicht nur von aussen zusammengedrückt, sondern auch von innen her zum Schwunde gebracht, wesshalb man auch an Querdurchschnitten, welche für diese Beobachtung sich besonders empfehlen, in dem zusammengeschnürten Gallertkörper die Ueberreste seines Fachwerkes zwischen den Knorpelzellen unregelmässig vertheilt findet. Etwas vor oder hinter der Mitte des Wirbelkörpers, also im Bereiche der vertebralen Fortsetzung des Intervertebralknorpels zeigen die Durchschnitte älterer Larven eine gleichmässige Knorpelscheibe, deren Centrum durch eine vielfach gewundene glänzende Linie, den Durchschnitt der gefalteten und am längsten erhaltenen inneren Chordascheide von der breiten ringförmigen Peripherie (Intervertebralknorpel) getrennt wird; woraus man deutlich erkennt, welchen Antheil an der Bildung des Wirbelkörpers der Gallertkörper selbst und die protoplasmatische Rindenschicht haben. — So finde ich an den Salamandrinen die Wirbelbildung der Anuren im wesentlichen wiederholt. In beiden Batrachiergruppen lassen sich nach der Entstehung und theilweise auch nach dem späteren histiologischen Verhalten zweierlei Wirbelanlagen unterscheiden: die Bögen und die Wirbelsaite mit ihrer äusseren Scheide. In beiden Gruppen geben die knorpeligen Wirbelbogenanlagen die Veranlassung zur Bildung der intervertebralen Erweiterung der unpaaren Anlage der Wirbelkörper und später der Intervertebralwülste. Indem aber die ursprüngliche Doppelkegelform bloss bei den Salamandrinen durch die frühzeitige Verknöcherung fixirt, bei den Anuren dagegen durch fortschreitende Entwickelung unkenntlich wird, ergeben sich die späteren Unterschiede der Wirbelkörper als verschiedene Entwickelungsstufen desselben Vorganges; ebenso wie die ringförmigen intervertebralen Einschnürungen der Wirbelsaite den gleichmässigen und daher gewissermassen indifferenten ursprünglichen Zustand gegenüber den verschiedenen bei den Anuren Platz greifenden Modifikationen im Wachsthume der äusseren Chordascheide darstellen. Selbst in den histiologischen Verhältnissen lassen sich nur solche graduelle Unterschiede der Entwickelung nachweisen, denn die äussere

Chordascheide zeigt bei allen Batrachiern ursprünglich dieselbe Zusammensetzung, welche bei den Salamandrinen durch die vorzeitige Verknöcherung in den vertebralen Abschnitten jedenfalls längere Zeit erhalten bleibt, während sie bei den Anuren in Abwesenheit dieser konservirenden Ursache zur Knorpelbildung hinüberführt. Andererseits ist aber in der Textur der Intervertebralwülste und selbst in der Entwickelung des „Chordaknorpels" die vollkommene Uebereinstimmung beider Batrachiergruppen nicht zu verkennen.

Der voranstehende Vergleich bezieht sich, da den Anuren eine Schwanzwirbelsäule fehlt, natürlich nur auf die Rumpfwirbel. An den Schwanzwirbeln der Salamandrinen kommen ausser den bisher genannten Stücken noch die unteren Bögen hinzu, welche eine vollständige Wiederholung der oberen darstellen. Sie entstehen in knorpeliger Anlage zu beiden Seiten der Bauchfläche des Wirbels, sind also ebenfalls selbstständige, von der äusseren Chordascheide nicht abzuleitende Neubildungen; auch folgen sie beim Hinabwachsen der Innenseite der Segmentmuskeln, um innerhalb des von den letzteren unter der Wirbelsäule eingeschlossenen Raumes mit ihren Spitzen sich zu vereinigen. Diese Vereinigungsstelle ist bei Salamandra knopfartig verdickt und bleibt am längsten knorpelig. — Ausserdem verdienen die seitlichen Wirbelfortsätze der Salamandrinen eine besondere Erwähnung. Sie wachsen gerade so wie bei den Anuren in knorpeliger Anlage aus den oberen Bögen hervor und zwischen die segmentalen Muskelmassen hinein, welche sie quer durchsetzen, sodass ihre Enden meist an der Aussenseite der Muskelmassen frei zu Tage treten. Sie verknöchern auch in ähnlicher Weise wie bei den Anuren, d. h. die Faserknochenrinde und die spätere innere Verknöcherung sind in den medialen Hälften der Fortsätze durch einen knorpeligen Gelenktheil unterbrochen und lassen auch das laterale Ende frei. Das Merkwürdigste an diesen seitlichen Wirbelfortsätzen der Salamandrinen ist aber der Umstand, dass sie an jedem Rumpfwirbel jederseits doppelt auftreten und darauf in eigenthümlicher Weise verschmelzen. Die beiden Fortsätze einer Wirbelbogenhälfte entspringen über einander, der obere etwas unter der Höhe der Gelenkfortsätze, der untere nahe der Wirbelbogenbasis. Die unteren Fortsätze sind überall gut entwickelt und setzen sich auf die Schwanwirbelsäule fort. Im vorderen Rumpfe, und zwar in grösserer Ausdehnung bei den Tritonen als bei Salamandra, treten sie unter dem mittleren Seitennerven oder der eigentlichen Seitenlinie aus den segmentalen Muskelscheidewänden hervor und biegen dann mit ihren stets knorpelig bleibenden Enden, welche bisweilen (Salamandra)

ähnlich wie bei den Anuren verbreitert sind, nach unten um (*Taf. XIX Fig. 341*). Im hinteren Rumpfe werden sie (mit Ausnahme der Kreuzbeinwirbel) etwas kürzer, noch mehr im Schwanze. Da die Grenze der oberen und unteren Muskelhälften namentlich im vorderen Rumpfe bei den Salamandrinen anders wie bei den Anuren unter das Niveau der Wirbelbogenbasis hinabsinkt, so beschreiben die unteren Fortsätze, um zwischen jene Hälften zu gelangen, in ihrem medialen Theile (Wurzelstück und Gelenktheil des Aussengliedes) einen nach aussen und oben konkaven Bogen (*Taf. XIX Fig. 340*). Die oberen Fortsätze sind besonders in ihren Aussengliedern kürzer als die unteren; bei den Tritonen bleibt aber das Längenverhältniss beider durch den ganzen Rumpf ziemlich gleichmässig, während die oberen Fortsätze der Salamanderlarven sich nach hinten zu auch relativ stark verkürzen. Im vorderen Rumpfe beschreiben die oberen Fortsätze von ihrem Ursprunge an einen nach aussen und oben konvexen Bogen, dringen also zwischen die oberen Muskelhälften ein und erreichen darauf erst die unteren Fortsätze, sodass die Aussenglieder beider sich aneinanderlegen und endlich verschmelzen. Von dieser Verschmelzung sind einmal die medialen Gelenkenden jener Aussenglieder ausgenommen, welche gegen die zugehörigen Wurzelstücke divergiren; ferner auch die lateralen Enden der oberen Aussenglieder an den ersten Wirbeln von Salamandra und im ganzen vorderen Rumpfe der Tritonen, welche Enden aufwärts gekrümmt über der Seitenlinie aus den Muskeln hervortreten (*Taf. XIX Fig. 341*). Die lateralen Enden der unteren Aussenglieder nehmen an der Verschmelzung natürlich nirgends Theil, da sie über die oberen Aussenglieder mehr oder weniger weit hinausragen. Weiter rückwärts werden die beschriebenen Bögen der beiderlei Fortsätze flacher, die von ihnen umschlossene Oeffnung kleiner; die oberen Aussenglieder der Salamanderlarven werden dort so klein, dass sie eigentlich nur das obere Gelenkende des aus der Verschmelzung hervorgehenden Skeletstücks bilden. An einem oder zwei Kreuzbeinwirbeln werden alle Theile der beiden Fortsätze stärker, dahinter verlieren sich jedoch die oberen vollständig. — Im weiteren Verlaufe der Entwickelung verschmelzen auch die doppelten Wurzelstücke von ihrer Basis aus, sodass in den fertig ausgebildeten Salamandrinen nur noch die gespaltenen Gelenkenden der scheinbar einfachen Wurzelstücke und Aussengliedern die doppelte Anlage anzeigen. Diese fertigen Skeletstücke werden, da ihre Artikulation sich bei den Salamandrinen zeitlebens erhält, als Querfortsätze und Rippen unterschieden; alsdann muss natürlich auch die von mir beschriebene Gliederung

der seitlichen Wirbelfortsätze der Anuren in gleicher Weise gedeutet werden, sodass man dieselben im vollendeten Zustande als mit einander verwachsene Querfortsätze und Rippen aufzufassen hätte. Zwischen den gleichmässigen Theilen beider Gruppen bestände aber der Unterschied, dass sie bei den Anuren aus einfachen, bei den Salamandrinen aus mit einander verschmolzenen Doppelanlagen hervorgehen. — Die Verschmelzung der doppelten Querfortsätze schliesst natürlich die Auffassung aus, als wenn das an der Basis des fertigen Querfortsatzes befindliche Foramen transversarium eine Lücke zwischen zwei Wurzeln desselben wäre. Dieses Loch entsteht vielmehr dadurch, dass der untere Querfortsatz mit der vorderen Wirbelkörperhälfte durch eine schräge und anfangs sehr dünne knöcherne Brücke verbunden wird, welche das genannte Foramen nach unten abschliesst und später als eine untere vom Wirbelkörper entspringende Wurzel des ganzen Querfortsatzes erscheint (vgl. Stannius Nr. 80, S. 11. 12). Diese Knochenbrücken können aber mit den Querfortsätzen nicht zusammengestellt werden, denn sie besitzen weder eine knorpelige noch überhaupt eine morphologische Anlage und sind nur spätere, lokale Verknöcherungen bindegewebiger Bandmassen. Dies ergibt sich am deutlichsten daraus, dass sie bei den Tritonen anfangs sehr unregelmässig, oft zackig sind, selbst Maschen bilden und auch zwischen anderen Skelettheilen vorkommen, so z. B. am Schwanze, wo sie jederseits mehrfache unregelmässige Brücken zwischen den unteren Bögen und den Querfortsätzen darstellen. Sie können daher zu den Faserknochenbildungen gestellt werden, welche, wie ich zeigte, die ursprünglichen Wirbelbögen nachträglich verbreitern und zwar bei den Molchen in noch höherem Grade als bei den Anuren, sodass sie dort mehr wie kurze Röhren als wie einfache Bögen erscheinen.

Obgleich die Wirbelsaite in den meisten Wirbelthieren eine rein embryonale Bildung ist, so hat man sie doch gar zu häufig nur anatomisch, d. h. im fertig ausgebildeten Zustande untersucht, daher aber auch zu manchen irrigen Schlüssen sich verleiten lassen. — Nachdem J. Müller und Rathke an der Wirbelsaite eine Scheide und den von ihr umschlossenen Kern, welcher aus mit Gallerte angefüllten Zellen bestehe, unterschieden hatten, glaubte Vogt irrigerweise ihre späteren Elemente für vollständige Neubildungen der homogenen

Masse, welche aus der gänzlichen Zerstörung der Embryonalzellen hervorgehe, erklären zu müssen; in dieser Masse erkennt er ganz richtig das allmähliche Auftreten und Wachsen der Vakuolen, hält sie aber für die eigentlichen noch kernlosen Zellen. Prévost und Lebert haben allerdings die Vakuolen in den noch vollständig erhaltenen Embryonalzellen sich entwickeln lassen, wie es seitdem auch allgemein angenommen wird, aber dieselben mit den von ihnen übersehenen Kernen jener Zellen verwechselt. Seitdem ist die Natur der Vakuolen richtig erkannt, aber das spätere Verhalten der von ihnen ausgefüllten Zellen, wie ich glaube, falsch beurtheilt worden. Bei Kölliker, W. Müller und Lieberkühn findet sich lediglich eine Bestätigung der alten Schwann'schen Lehre, dass die Elemente im Innern der Wirbelsaite grosse Zellen mit Membranen und wandständigen Kernen seien, um welche sich eine Rindenschicht von abgeplatteten Zellen erhalte; und es lässt sich nicht leugnen, dass wenn man nur die Vergrösserung der ursprünglichen Embryonalzellen durch die schnell wachsenden Vakuolen im Auge behält, der äussere Anschein jene Auffassung befürwortet. Dann müssten aber die Scheidewände des Gallertkörpers als Ausdruck der sich berührenden Zellenmembranen zweiblätterig sein; dieses habe ich aber weder selbst an guten Durchschnitten irgendwo konstatiren können, noch von irgend einem andern Beobachter nachgewiesen gefunden. Daher halte ich das Gerüst jener Scheidewände einfach für ein Analogon der Intercellularsubstanz des Knorpels und würde diesen letzteren von Gegenbaur zuerst gebrauchten Ausdruck gern wiederholen, wenn er nicht die Annahme enthielte, dass wenigstens die in jenes Fachwerk eingeschlossenen Massen Zellen seien. Da aber, wie ich zeigte, den bei weitem meisten dieser Massen die in die Scheidewände und die Rindenschicht ausgewanderten Kerne fehlen, und von dem eigentlichen Zellenleibe nur noch unbeständige Protoplasmafetzen übrig bleiben, so kann von Zellenindividuen im Gallertkörper nicht die Rede sein. Andererseits erhalten die einzelnen Embryonalzellen oft mehr als je eine Vakuole, sodass nicht wenige der in die Fächer eingeschlossenen Gallertmassen überhaupt nicht ganzen Zellen, sondern nur kleineren oder grösseren, regellos abgesonderten Theilen derselben entsprechen. Ebenso wenig wie der Gallertkörper enthält die protoplasmatische Rindenschicht Zellen; und wenn schon die sorgfältige anatomische Untersuchung Gegenbaur's die peripherische Zellenlage wenigstens den Anuren abspricht, so muss die Erneuerung des alten Irrthums durch W. Müller auf Grund fortlaufender embryologischer Untersuchungen an denselben Thieren um so mehr auffallen, als gerade die frühesten

Bilder von der histiologischen Umbildung der Wirbelsaite für sich allein die Unmöglichkeit darthun, dass in diesem Organe irgend eine ursprüngliche Embryonalzelle den späteren Entwickelungsstufen intakt überliefert werde. Ein Vergleich meiner bezüglichen Abbildungen (*Taf. X Fig. 182—184*), welche wesentlich gleich alten Embryonen entnommen sind, lehrt, dass die Vakuolenbildung in allen die Aussenfläche der Wirbelsaite zusammensetzenden Zellen stattfindet* und dass die kontinuirliche protoplasmatische Rindenschicht nur aus sehr kleinen peripherischen Abschnitten dieser Zellen hervorgeht. Und wenn man für die spätere Entwickelungszeit nicht bloss die unsicheren Befunde der Querdurchschnitte jener Schicht, sondern die Flächenansichteu derselben, natürlich nach Entfernung der störenden äusseren Chordascheide, zu Rathe zieht, so wird man sich dort ebenso vergeblich nach wirklichen Zellen umsehen. Ich darf daher wohl die Vermuthung aussprechen, dass für die Annahme solcher Rindenzellen wenigstens an der Wirbelsaite der Salamandrinen bei Gegenbaur der Umstand ins Gewicht fiel, dass er bei diesen Thieren einen intrachordalen Knorpel auffand, welcher damals noch direkt von fertigen Zellen abgeleitet werden musste. Meine Befunde über die Knorpelbildung in der vorderen Schädelbasis, den Wirbelbogenanlagen und innerhalb der Wirbelsaite der Unke, in welcher ja Gegenbaur selbst die Rindenzellen fehlen lässt, ergeben aber, dass die Knorpelzellen überhaupt nicht unmittelbar aus vollständigen Zellen sondern um freie Kerne herum entstehen, sodass ihre spätere Anwesenheit in der Wirbelsaite keinesfalls die Annahme präexistirender Zellen unterstützen kann. Daher sehe ich in der histiologischen Umbildung der Wirbelsaite einen ähnlichen Verschmelzungsprocess der Embryonalzellen, wie ich ihn schon in der Anlage des Centralnervensystems beschrieb, und wie er sich noch klarer an den Wirbelbogenanlagen und der äusseren Chordascheide darstellt. Doch gibt es zwischen der Wirbelsaite und den anderen Organen einen nicht unwesentlichen Unterschied hinsichtlich der weiteren Entwickelung und daher des Masses der physiologischen Bedeutung. Wenn in den genannten Organen und einigen noch zu beschreibenden Geweben jene Zellenverschmelzung die Vorstufe ist zu weiteren histiologischen Differenzirungen, zur Bildung neuer Zellen und anderer Gewebselemente, so hat die Wirbelsaite der Batrachier mit

* In der bezeichneten Zeit dürfte überhaupt die Gesammtheit der radiär angeordneten Chordazellen an der Oberfläche der Wirbelsaite theilnehmen. (Vgl. Taf VI Fig. 114 und Taf. VII, Fig. 137).

jenem ersten Erfolge das Ende ihrer eigentlichen histiologischen Entwickelung erreicht; denn die Bildung des Chordaknorpels betrifft weder das ganze Chordagewebe noch gewisse Theile desselben in ihrer ganzen Ausdehnung, sondern nur einzelne Stellen des ganzen, zudem in der Atrophie befindlichen Organs. Ein greifbarer Erfolg dieser Bildung zeigt sich nicht einmal bei allen Batrachiern, indem z. B. die Wirbelsaite der Frösche und Kröten nur ganz vereinzelte Knorpelzellen erzeugen mag (W. Müller), nirgends aber einen wirklichen Chordaknorpel aufweist. In Uebereinstimmung damit ist die volle physiologische Wirksamkeit der Wirbelsaite auf die Zeit vor der Entwickelung der Wirbel beschränkt; dann dient sie nämlich den sie seitlich begrenzenden Segmentmuskeln zur Anheftung, wobei die Beweglichkeit der Ansatzpunkte durch die Biegsamkeit des ganzen Organs erzielt wird. Diesen Dienst leistet sie auch noch nach der Bildung ihrer äusseren Scheide, welche darauf die Muskelansätze aufnimmt, aber den nöthigen Halt und die Elasticität nur von der eingeschlossenen Wirbelsaite erhält. In dem Masse jedoch, als die aus der äusseren Chordascheide hervorgehenden Wirbelkörpertheile fester werden, lösen sie die zu gleicher Zeit zusammenfallende Wirbelsaite in jener ihrer Wirksamkeit ab, indem ihre Biegsamkeit durch die Gliederung der Wirbelsäule ersetzt wird. Es hat also die Wirbelsaite, wie es Reichert zuerst lehrte, unzweifelhaft die Bedeutung eines vorläufigen einfachsten Stammskelets; da jedoch ihre erste Umbildung zu einer Auflösung der überwiegenden Masse ihrer protoplasmatischen Theile oder zu ihrer Verwandlung in feste membranöse Bildungen führt, so ist es verständlich, dass dieser bekannteste Zustand der elastischen „Saite", welcher ihre Funktion eines passiven Bewegungsorgans allein ermöglicht, geradezu ein seniler ist, als solcher aber jede wirkliche Entwickelung ausschliesst und nur eine vollständige Rückbildung zur Folge haben kann. Alsdann darf aber auch die Aufquellung des ganzen Organs, welches mit einer Thätigkeit der bereits zerstörten einzelnen Zellen nichts mehr zu thun hat, nicht mit einem organischen Wachsthume verglichen werden; und wenn Gegenbaur die Erhaltung der vertebralen Chordareste in der Wirbelsäule mancher Batrachier mit Recht aus dem konservirenden Einflusse knöcherner Theile erklärt (Nr. 88 S. 18. 26), so möchte ich diese Darstellung insofern ergänzen, dass der blosse Mangel solcher konservirenden Vorrichtungen genügt, um die Rückbildung der Wirbelsaite als einfache Folge ihrer Entwickelung auch dort eintreten zu lassen, wo ein äusserer, sie beeinträchtigender Druck fehlt, wie z. B. an den mittleren Wirbelabschnitten der Unke.

In dem Masse, als die Wirbelsaite ihre Thätigkeit als Skelettheil aufgibt, erscheint sie nur mehr als der Grundstock, auf den sich die sie ablösenden eigentlichen Wirbelanlagen ablagern. Bleiben wir zunächst beim Rumpfe stehen, so ist die Entwickelung dieser Anlagen bei den Batrachiern in verschiedener Weise beschrieben worden. Schon J. Müller und Rathke sprechen von einer einheitlichen Anlage der ganzen Wirbel, doch so, dass die Bögen einzeln und von kleinen Anfängen aus der „Belegmasse" der Wirbelsaite hervorwachsen. Aber schon bei Müller finden sich die Anfänge einer Lehre, welche von Kölliker und Gegenbaur weiter ausgebildet wurde, dass nämlich der ganzen Wirbelsäule ausserhalb der Wirbelsaite eine vollständig kontinuirliche, häutige Anlage, die „skeletbildende Schicht", zu Grunde liege, welche aus einer die Wirbelsaite und das Rückenmark einschliessenden Doppelröhre bestehe, und sowohl die diskreten Skelettheile als ihre bindegewebigen Verbindungen als nachträgliche Differenzirungen einer gemeinsamen, indifferenten Grundlage absondere. Diese Vorstellung ist aber nach meinen Untersuchungen unstatthaft. Denn meine äussere Chordascheide, die wesentliche Anlage der Wirbelkörper, entsteht allein als kontinuirliche Röhre um die eingeschlossene Wirbelsaite; die Wirbelbögen wachsen weder aus dieser hervor, noch differenziren sie sich aus einer häutigen, das Rückenmark einschliessenden Röhre, sondern sind Neubildungen, welche bloss auf der Unterlage der äusseren Chordascheide, nicht aus ihr hervor, von kleinen, warzenförmigen Anfängen aus das Rückenmark umwachsen. Dieses Verhältniss, welches bereits Bruch, wenn auch nicht bestimmt genug angedeutet hat, ist namentlich in der allerersten Zeit, auf die es zumeist ankommt, leicht zu konstatiren. Denn wenn die ersten Zellenhäufchen der Wirbelbogenanlagen sichtbar werden, ist die äussere Chordascheide bereits zu einer nichtzelligen, von freien Kernen durchsetzten Membran geworden. Ferner gibt es wohl eine häutige Rückenmarksröhre, die Anlage der Rückenmarkshäute, aber die Bögen entstehen und wachsen nicht innerhalb, sondern ausserhalb derselben und sind, bevor sie die anfangs relativ sehr grossen Spinalganglien umwachsen haben, unter sich gar nicht unmittelbar verbunden, da sie sowohl von jener gemeinsamen Unterlage, als auch vom umgebenden interstitiellen Bildungsgewebe deutlich unterschieden sind. Will man dieses letztere, innerhalb dessen allerdings die Wirbelbögen entstehen, als die skeletbildende Schicht betrachten, wie es Gegenbaur und namentlich Kölliker, welcher die Membrana reuniens superior dazu rechnet (Nr. 48 S. 61), zu thun scheinen, so ist daran zu erinnern, dass dieses Bildungsgewebe bei dem

bedeutenden Uebergewicht der allgemeinen Interstitialflüssigkeit überhaupt nicht als eine häutige, noch viel weniger aber als eine bloss Bindesubstanzen erzeugende Embryonalschicht angesehen werden kann. Denn in ihr entwickeln sich, wie ich im nächsten Abschnitte zeigen werde, alle allgemeinen Gewebe, Muskeln, Gefässe, Nerven so gut wie die Bindesubstanzen. Die beiderlei Wirbelanlagen, die äussere Chordascheide und die Wirbelbögen, sind also als besondere und gesonderte Erzeugnisse des allgemeinen interstitiellen Bildungsgewebes aufzufassen und als solche den umgebenden noch nicht verbrauchten Theilen desselben so entgegenzusetzen wie die übrigen Erzeugnisse, die Gefäss- und Nervenanlagen. Der Hauptunterschied unserer Anlagen und dieses Bildungsgewebes beruht in jener wässerigen Interstitialflüssigkeit, welche das Bildungsgewebe durchtränkt, aus den Wirbelanlagen aber durch die feste Aneinanderlagerung der Elemente vollständig verdrängt wird; damit hängt auch zusammen, dass beide Theile durchaus nicht einen unmittelbaren Uebergang in einander zeigen, wie es GEGENBAUR behauptet, sondern namentlich die knorpeligen Wirbelbögen sich sehr leicht und ganz glatt aus dem umgebenden „jungen Bindegewebe" d. h. dem übrigen Bildungsgewebe herauslösen lassen. — Für die Erkenntniss der allgemeinen morphologischen Bedeutung der Wirbelanlagen ist noch die Frage nach dem Ursprunge der dieselben zusammensetzenden Elemente zu erörtern. Früher wurden dieselben einfach von den Segmenten (Urwirbel) abgeleitet; nachdem schon VOGT die Wirbelbögen als Differenzirungen der Rückenwülste bezeichnet, bestimmte REMAK ihren Ursprung von den Segmenten namentlich beim Hühnchen genauer*, worauf diese Lehre von KÖLLIKER (Nr. 48 S. 62) und GEGENBAUR (Nr. 88 S. 52—53) wiederholt wurde. Neuerdings hat aber W. MÜLLER die His'sche Behauptung, dass alle Bindesubstanzen von den Gefässadventitien abstammten, auch an den Batrachiern bestätigen zu können geglaubt und demnach die Wirbelanlagen von der Adventitia der zwei Aorten abgeleitet (Nr. 74 S. 353. 417). Meine Beobachtungen geben gewissermassen eine Vermittelung beider gegentheiliger Auffassungen: das Gerüst des hier in Betracht kommenden Bildungsgewebes wird unzweifelhaft von den Segmenten, insbesondere vom inneren Segmentblatte geliefert und besteht schon vor der

* Wie ich schon früher anführte (S. 236), leugnet REMAK die direkte Abstammung der Batrachierwirbel von den Segmenten, indem sie aus einer diese letzteren verbindenden Chordahülle hervorgehen sollen. Dies bezieht sich aber nur auf die formale Erscheinung, denn in letzter Instanz wird jene Wirbelanlage doch auf die Urwirbelmasse zurückgeführt (Nr. 10 S. 186).

Anlage der Gefässe, wodurch also die His-Müller'sche Ansicht zunächst in ihrer Allgemeinheit hinfällig wird. Aber allerdings wird der zweite wesentliche Bestandtheil der Wirbelanlagen, die das Bildungsgewebe zu kompakten Massen ausfüllenden Dotterbildungszellen, von den Gefässen geliefert, nur nicht von der embryonalen Gefässwand* (His, Müller), sondern wie ich im folgenden Abschnitte zeigen werde, aus dem embryonalen Blute selbst. Da nun dieser zweite Bestandtheil der Wirbelanlagen nicht etwa bloss schon fertige Anlagen vergrössert, sondern zu ihrer Herstellung wesentlich mitwirkt, so kann von ursprünglichen morphologischen Anlagen des Stammskelets, wie es die Wirbelsaite ist, nicht die Rede sein; sie gehören vielmehr zu den histiologischen Umbildungen und Neubildungen innerhalb des Bildungsgewebes, welches dazu an bestimmten Stellen durch das allgemeine plastische Ernährungsmaterial der Dotterbildungszellen wesentlich ergänzt wird. Wie ich schon in der Beschreibung andeutete, passen sich diese histiologischen Bildungen der Form und Lagerung gewisser ursprünglich morphologischer Theile, der Wirbelsaite und der segmentalen Muskelplatten an, bringen also dadurch die in diesen Theilen bereits verkörperten allgemeinen morphologischen Verhältnisse der Rückenaxe und der Quergliederung zu wiederholtem Ausdruck, und erben andererseits von ihnen die typische Anordnung. Man kann sie desshalb als sekundär-typische Theile bezeichnen. Alsdann wird aber auch die Bedeutung der zweierlei Wirbelanlagen erst völlig klar. Die Anpassung an die Wirbelsaite und diejenige an die Segmentmuskeln ergibt zweierlei Bildungen, welche nach dem Gesagten auseinandergehalten werden könnten, selbst wenn sie histiologisch vollständig kontinuirlich in einander übergingen. Dass dies anfangs nicht der Fall ist, wurde schon erörtert. Aber auch weiterhin erhält sich eine deutliche Scheidegrenze sehr lange, bei den Salamandrinen in Folge des verschiedenen Gewebes (Knorpel der Wirbelbögen, Faserknochen des Wirbelkörpers), bei den Anuren durch gewisse Unterscheidungsmerkmale des beiderseits gleichartigen Gewebes. Die Wirbelbogenanlagen haben nämlich anfangs kleine runde Kerne, die äussere Chordascheide grosse platte; ferner ist die Interkapsularsubstanz dort heller, hier dunkler, der Färbung zugänglicher und früher verkalkt. Aber wie gesagt, diese histiologischen Unter-

* Diese primitiven Gefässwände besitzen zudem noch gar keine Adventitia, welche erst viel später erscheint, sondern bestehen bloss aus der netzförmigen Anlage der Intima (*Taf. XII Fig. 210*).

schiede scheinen mir gar nicht so wesentlich zu sein, wie der Umstand, dass die beiderlei Wirbelanlagen als sekundär-typische Theile ihre Bedeutung erst von den embryonalen Anlagen erhalten, denen sie sich bei ihrer Entwickelung anpassten, und welche eben verschieden sind. Die Wirbelsäule ist, wie ich sie geschildert habe, als primäres Skelet ein unpaares, axiales und ungegliedertes Gebilde; ihre äussere Scheide erscheint daher anfangs ebenso und überhaupt nur als eine jenes Organ nach aussen verstärkende Hülle, welche den von jener übernommenen Muskelansätzen nicht selbstständig dient, sondern nur als Vermittlerin der diesem Organ allein zukommenden und für die Funktion eines Skelettheils nothwendigen Eigenschaften einer genügenden Festigkeit und Beweglichkeit erscheint. Die Wirbelbögen dürfen dagegen zunächst nur als durch die lokalen Verhältnisse erzeugte Verstärkungen des Gewebes zwischen Rückenmarkshüllen und den intersegmentalen Muskelscheidewänden aufgefasst werden; natürlich werden sie aber in derselben Weise wie jede unter rein mechanischen Formbedingungen erzeugte, indifferente Embryonalanlage in ihren weiteren Umbildungen durch die physiologische Thätigkeit beeinflusst, welche zu einer gewissen Zeit durch die Form, Lage und die Wechselbeziehungen jener indifferenten Anlage nothwendig hervorgerufen wird. Solche Beziehungen ergeben sich im vorliegenden Falle zwischen den Wirbelbögen und den Muskelscheidewänden, sodass die ersteren zu den wesentlichen Skelettheilen der segmentalen Muskeln werden, so weit diese über dem Niveau des axialen Skeletstammes, der Wirbelsaite und ihrer äussern Scheide, eine unmittelbare Befestigung noch entbehrten. Die Verbindung der Bögen mit dem axialen Stamme ist aber bei ihrer gemeinsamen Funktion und den gegebenen Lageverhältnissen eine ganz natürliche Anpassung. Sie erhalten dadurch eine festere Unterlage und behalten andererseits eine durch den elastischen axialen Stamm vermittelte Beweglichkeit. Es haben also die Wirbelbögen, noch bevor der letztere sich wesentlich verändert hat, demselben einen Theil der ursprünglich ihm allein zukommenden Aufgabe, den Stammuskeln Befestigungspunkte zu bieten, abgenommen, ihm aber die Sorge für eine genügende Unterstützung und Beweglichkeit der Träger der neuen Muskelansätze überlassen. Diese Theilung der Arbeit geht aber aus leicht begreiflichen Ursachen noch weiter. Einmal erhalten die Wirbelbögen, indem sie mit den queren Muskelgrenzen aufwärts auswachsen, immer längere Ansatzlinien; ein noch wichtigeres Moment ist aber die zunehmende Gliederung der letzteren. Die ursprüngliche Muskelbefestigung war in Uebereinstimmung mit der einfachen

und beschränkten Muskelthätigkeit der Embryonal- und ersten Larvenperiode von höchst einfacher Anordnung: die kurzen Muskelansätze lagen an der Wirbelsaite in einer Reihe regelmässig hintereinander und ermöglichten lediglich die Beugung in horizontaler Richtung. Und diese Anordnung ist an der Wirbelsaite einer Weiterentwickelung gar nicht fähig, da diese primäre Skeletanlage bei dem Abschluss ihrer Entwickelung sich in wechselnder Weise den Muskeln gar nicht anpassen kann. Die fortgesetzten Verschiebungen der Segmentmuskeln bedingen dagegen gleichzeitig eine wachsende Mannigfaltigkeit von Ansatzpunkten an den ihnen sich anpassenden Wirbelbögen und Fortsätzen, wodurch jene ersten Ansätze vollkommen entbehrlich und in Folge des Hinabrückens der Basen der Wirbelbögen und ihrer seitlichen Fortsätze diesen letzteren übertragen werden (*Taf. XIX Fig. 338—340*). Indem aber das primäre, axiale Skelet die Muskelbefestigungen verliert, bildet es in gleichem Masse diejenigen Seiten seiner Skeletfunktion aus, welche ihm gemäss der schon angedeuteten Arbeitstheilung besonders zufallen, nämlich die Festigung und Beweglichkeit der die Wirbelbögen tragenden Unterlage. Natürlich ergibt sich aber auch dabei die „Zweckmässigkeit" nur als der Ausdruck eines Zusammenhangs der Entwickelung, einer nothwendigen, gegenseitigen Anpassung. Mit der frühzeitigen Muskelthätigkeit und der sich ihr anpassenden Entwickelung der Wirbelbögen steigern sich ebenso frühzeitig die auf die letzteren wirkenden Zugkräfte und der auf die Stützpunkte ausgeübte Druck. In dem letzteren glaube ich aber gerade die Ursache zu erkennen für das geringe Wachsthum der so früh davon unmittelbar betroffenen vertebralen Theile der äusseren Chordascheide, welche wiederum aus demselben Anlass früher erhärten, wenn auch zunächst nur durch eine periostale Verknöcherung. Andererseits verlangt und erzielt die ununterbrochene Muskelaktion nicht nur feste Stützpunkte, sondern auch die Beweglichkeit derselben. Diese muss sich in dem Masse als die unmittelbaren vertebralen Stützpunkte an Nachgiebigkeit verlieren, auf die Grenzen benachbarter Stützpunkte, also auf die intervertebralen Abschnitte beschränken, wo, wie ich zeigte, das Wachsthum der äussern Chordascheide gerade in Folge seiner Beschränkung in den vertebralen Abschnitten sich besonders steigerte, diese Wucherung des Intervertebralwulstes aber die Verknöcherung seines Gewebes hintanhielt und dessen Nachgiebigkeit wahrte. Auf diese Weise wird durch die Steigerung der Ansprüche an die Festigkeit des axialen Skeletstammes, welche sich mit der Beweglichkeit nur bis zu einem gewissen Grade gleichmässig vereinigen lässt, eine vollständige

Vertheilung beider Eigenschaften auf verschiedene Abschnitte herbeigeführt und die Gliederung, welche von den Segmenten ursprünglich nur auf die Wirbelbögen übertragen war, durch diese auch auf den ursprünglich ungegliederten Skeletstamm vererbt. — An dem letzteren war anfangs nur die Wirbelsaite der wirksame Theil, ihre äussere Scheide von untergeordneter Bedeutung. Für die weitere Entwickelung kommt aber nur die letztere in Betracht, da die Wirbelsaite als eine abgeschlossene Bildung einer fortschreitenden Entwickelung nicht fähig ist. Desshalb übernimmt die äussere Chordascheide allmählich ein immer grösseres Mass von der Aufgabe des axialen Skeletstammes, wogegen die Wirbelsaite in demselben Verhältnisse als sie ausser Thätigkeit gesetzt wird, einer vollständigen Rückbildung entgegengeht. Dass dabei einzelne Abschnitte der Wirbelsaite unter dem konservirenden Einflusse des sie einschliessenden Knochens bei einigen Batrachiern längere Zeit, selbst zeitlebens bestehen bleiben, kann gegenüber den allgemeinen Ergebnissen ebenso wenig ins Gewicht fallen, als die bei andern Batrachiern eintretende Umbildung einzelner ihrer Zellenreste zu Knorpelmassen, welche sich den übrigen Wirbelkörperanlagen anschliessen. Die fernere Ausbildung der Wirbelkörper erscheint endlich gleichfalls als eine nothwendige weitere Folge der für ihre Bildung überhaupt einmal in Wirkung getretenen Ursachen; denn wenn die Entwickelung der Intervertebralwülste oder die Gliederung des Axentheils in der angegebenen Weise begründet werden kann, so liegen im weiteren Fortgange dieses Bildungsprocesses offenbar auch die Bedingungen zur Entstehung der Doppelkegelform der Wirbelkörper und zur Ausbildung der Zwischenwirbelgelenke. Jene Form ist eben bloss der Ausdruck für das gesteigerte intervertebrale Wachsthum der äusseren Chordascheide, welches sich zuerst in einer queren Ausweitung äussert; die folgende Wucherung offenbart aber die Wirkung derselben beschränkenden Ursachen, da ihre Höhe in die quere Grenzebene je zweier vertebralen Abschnitte fällt, sodass dort die ursprünglich freien Kerne nothwendig am stärksten angehäuft und von Anfang an quergestreckt erscheinen und am längsten in diesem Zustande erhalten bleiben. Auf diese Weise entstehen die von mir beschriebenen queren Scheidewände oder die Anlagen der Zwischenwirbelgelenke nicht als nachträgliche Umbildungen einer Knorpelmasse, sondern als die der Knorpelbildung am längsten widerstehenden Theile der Intervertebralwülste.

Aus diesen Betrachtungen ergibt sich der folgende allgemeine Entwickelungsgang des Stammskelets der Batrachier. — 1. Die einzige morphologische An-

lage desselben ist die Wirbelsaite, ein unpaares axiales Gebilde, welches sehr bald durch eine den Bestand seiner Embryonalzellen auflösende Umbildung in einen elastischen Cylinder verwandelt wird. Dieser fungirt während einer gewissen Zeit als einfachstes, ungegliedertes Stammskelet; dieser Thatbestand wird durch eine einfache, dünne und häutige Umhüllung (äussere Chordascheide) zunächst nicht wesentlich verändert. 2. Dazu treten als histiologische Anpassungen an die der Wirbelsaite nicht unmittelbar anliegenden Muskelmassen, also als sekundär-typische Theile die oberen Wirbelbögen*, welche dem axialen Skeletstamme fest aufsitzen aber genetisch nicht zu ihm gehören. Solange die einfache und regelmässige ursprüngliche Muskelanordnung besteht, wirken der ungegliederte und gleichmässige Axentheil und die gesonderten, paarigen, aber noch wenig entwickelten Wirbelbögen gleichartig neben einander ohne Veranlassung zur Veränderung. — 3. Die topographische Umbildung der Muskelmassen hat eine entsprechende Entwickelung der sich ihnen anpassenden Wirbelbögen (Krümmungen, Auswüchse) zur Folge, welche daher immer mehr Muskelansätze aufnehmen, endlich die einfache ursprüngliche Muskelbefestigung an dem Axentheile entbehrlich machen und ganz ablösen. Dadurch wird der letztere nicht überflüssig, sondern nur eine Arbeitstheilung im Skeletsysteme eingeführt. Die Wirbelbögen übernehmen die Aufgabe durch ihre reiche Gliederung den mannigfachsten Hebelwirkungen Angriffspunkte zu gewähren und enthalten gerade in ihrer Thätigkeit die Ursachen, welche ihnen im axialen Skelettheile entsprechend festere aber doch bewegliche Stützpunkte erzeugen. Die nicht entwickelungsfähige Wirbelsaite kann dazu nichts beitragen; dagegen wird ihre äussere Scheide in der unmittelbaren Unterlage jedes Bogenpaares durch frühzeitige Verknöcherung fester, in den intervertebralen Abschnitten weicher. Jeder dieser embryonalen Wirbelkörper ist mehr oder weniger doppelkegelförmig, und die eingeschlossene, noch unveränderte Wirbelsaite gewährt ihm noch einen gewissen Halt, ist also noch nicht von jeder Funktion ausgeschlossen. — 4. Die weitere Entwickelung der einmal angelegten Gliederung des axialen Skelettheiles lässt die Erzeugnisse der äusseren Chordascheide immer vollständiger an die Stelle der Wirbelsaite treten, wobei diese ausser Thätigkeit gesetzt endlich ganz der Rückbildung anheimfällt. Dabei tritt der Gegensatz der vertebralen Regionen und der Intervertebralwülste,

* Die unteren Bögen werden als Theile nur einzelner Batrachierwirbel ebenso wie die Querfortsätze und Rippen erst später betrachtet werden.

worauf ihre eigene Entstehung überhaupt beruht, nothwendig immer stärker hervor: jene, die Mittelstücke der künftigen Wirbelkörper sind fester, wachsen langsamer, konserviren daher die Wirbelsaite länger, die Epiphysen dagegen sind die weichen, stärker wuchernden Theile, welche also die Wirbelsaite zuerst zum Schwunde bringen. Die Ausbildung der Zwischenwirbelgelenke schliesst wenigstens in morphologischer Hinsicht die zusammenhängende Kette von Ursachen und Wirkungen der ganzen Wirbelbildung, welche von einfachem Anfange ausgehend in immer divergentere Erfolge ausläuft. Denn Wirbelsaite und Segmente mit ihrer Umgebung liefern zunächst die einzigen mechanischen Formbedingungen, welche das indifferente Bildungsmaterial zu den zweierlei Wirbelanlagen verdichten; und die sich daraus ergebenden physiologischen Momente der Muskelaktion wirken ebenfalls auf mechanischem Wege, um die Gliederung der Wirbelbögen auf die Wirbelkörper zu übertragen, und deren Form und Gelenkbildung sowie die Verbindung und Arbeitstheilung beider Theile zu veranlassen.

An der Hand dieser allgemeinen Uebersicht der Wirbelbildung zunächst der Batrachier will ich versuchen, die besonderen Erscheinungen bei diesen und anderen Wirbelthieren in Einklang zu bringen. Für die Amphibien liefert die umfassende Arbeit Gegenbaur's den reichsten und werthvollsten Stoff. Es erhellt daraus (Nr. 88 S. 3–21. 64. 65), dass die Perennibranchiata, denen sich Cöcilia anschliesst, ferner die Derotremen und Salamandrinen eine fortlaufende Entwickelungsreihe darbieten, welche mit der dritten der von mir unterschiedenen Entwickelungsstufen beginnt. Die gemeinsame Grundform dieser Reihe offenbart sich zunächst in der Doppelkegelform der Wirbelkörper, welche um so deutlicher hervortritt, als die letzteren sehr lang gestreckt sind. Hinsichtlich der Wirbelbögen hat aber Gegenbaur die eigenthümliche Form ihrer knorpeligen Anlagen nicht beachtet, was namentlich aus den ungenauen Abbildungen hervorgeht (Nr. 88 Taf. I Fig. 8, Taf. III), welche in je einem Durchschnittsbilde stets den ganzen Verlauf eines Bogens darstellen, während derselbe auch nicht annähernd in einer Ebene liegt*. Daher rührt auch die falsche Angabe über die Bildung der Zwischenbogengelenke durch Uebereinanderschieben der schon fertigen und in die Breite auswachsenden Bögen. —

* Eine Ausnahme wäre nur für den letzten vollständigen Bogen denkbar, wenn der Schnitt nicht senkrecht und ziemlich dick ausgeführt wird.

Der Gesammtfortschritt der bezeichneten Wirbelbildungen fällt zusammen mit der fortschreitenden Entwickelung des Intervertebralwulstes, welcher aber trotz seiner Ausbreitung und der vollständigen Verdrängung der intervertebralen Chordaabschnitte in dieser Reihe noch zu keiner vollständigen Gelenkbildung führt. — Um nun diese Form der Wirbelbildung mit der peri- und epichordalen der Anuren in Verbindung zu bringen, hat GEGENBAUR eine Hypothese vorgeschlagen, welcher ich nicht beistimmen kann. Davon ausgehend, dass in der kontinuirlichen Skeletschicht der Anuren die Knorpelbildung von den Bögen aus sich um die ganze Wirbelsaite fortsetze und dass diese kontinuirliche Knorpelröhre schon bei den Ganoiden (Lepidosteus) vorkomme, also eine sehr alte Einrichtung sei, hält GEGENBAUR die Trennung des Intervertebralknorpels und der knorpeligen Wirbelbögen der Salamandrinen und noch tiefer stehender Batrachier für eine aus jener ursprünglichen Einrichtung hervorgegangene Rückbildung, welche dort, wo der Intervertebralknorpel bis zu grosser Annäherung an die Wirbelbogenbasen ausgebreitet erscheint (Siredon, Menopoma), am wenigsten vorgeschritten sei (Nr. 118 S. 395—397, Nr. 89 S. 607). Aus der Entwickelungsgeschichte der Salamandrinen wissen wir aber, dass diese Ausbreitung des Intervertebralknorpels von einem beschränkten intervertebralen Ausgangspunkte fortschreitet, also doch höchst wahrscheinlich für alle geschwänzten Amphibien die grösste Beschränkung jenes Knorpels oder seine weiteste Trennung von dem Knorpel der Wirbelbögen gerade der ursprüngliche Zustand ist; wie denn GEGENBAUR selbst die in der Amphibienreihe zunehmende Verdickung des Intervertebralknorpels für einen Fortschritt erklärt*. Und da ich gegen GEGENBAUR ganz bestimmt daran festhalten muss, dass die knorpeligen Wirbelbögen der Urodelen nicht unmittelbar auf der Wirbelsaite, d. h. ihrer inneren Scheide, sondern auf der ununterbrochenen äusseren Chordascheide aufsitzen, welche dort früher verknöchert als der Intervertebralwulst überhaupt knorpelig wird, so erscheint die Trennung der beiden Knorpeltheile schon in den Anfängen der in Rede stehenden Wirbelbildung begründet und ohne jeden Uebergang zum kontinuirlichen Zusammenhange jener Theile bei den Anuren. Denn die stärkste Ausbreitung der Intervertebralknorpel, welche aber

* Die Vereinigung beider Annahmen, dass nämlich das Wachsthum eines und desselben Theiles nach zwei Richtungen (Verdickung und Verlängerung), obgleich es beiderseits in demselben Verhältnisse zu- oder abnimmt, für eine Richtung einen Fortschritt, für die andere in umgekehrter Ordnung eine Rückbildung bedeute, scheint mir in der Darstellung GEGENBAUR's überhaupt der bedenklichste Punkt zu sein.

nach dem Gesagten selbst bei einem Zusammenfliessen derselben in der Wirbelmitte (Menopoma) die Trennung von den Wirbelbögen nicht aufheben kann, ist nur ein Folgezustand der grössten anfänglichen Trennung, kann also nicht als ein Mittelglied zwischen dieser und dem angeblich ältesten Zustande des kontinuirlichen Zusammenhanges aufgefasst werden. Ueberhaupt war jene Hypothese Gegenbaur's nur denkbar, solange die von mir sogenannte äussere Chordascheide in ihrer morphologischen Anlage und ihrer späteren Sonderung unerkannt blieb. Denn der histiologische Unterschied, ob sie aus ihren inneren Theilen eine kontinuirliche Knorpelschicht oder diskrete Knorpelpartien herstellt, tritt in seiner Bedeutung wesentlich zurück, sobald man die ursprünglich knöchernen Doppelkegel mit den Intervertebralwülsten aus einer kontinuirlichen Anlage hervorgehen sieht. Und wenn man die Selbstständigkeit dieser Anlage gegenüber den Wirbelbögen dazunimmt, so lässt sich gerade der einfache Fortschritt von den Salamandrinen zu den Anuren, wie ich glaube, unschwer begründen. Bei den ersteren verändern sich die vertebralen Abschnitte der äusseren Chordascheide bis zu ihrer frühzeitigen Verknöcherung gar nicht, bei den Anuren wuchert ihr Gewebe in derselben Zeit ganz merklich, wenn auch langsamer als in den Intervertebralwülsten, und wird viel später knorpelig und knöchern. Es findet hier also dasselbe Verhältniss statt, welches ich schon bei den verschiedenen Gewebsbildungen der äussern Chordascheide an einer und derselben Wirbelsäule hervorhob: je lebhafter die Vermehrung der Elemente vor sich geht, desto später erfolgt die Differenzirung und umgekehrt. Die dickeren vertebralen Abschnitte der äusseren Chordascheide bei den Anuren offenbaren also nicht den ursprünglichen Zustand gegenüber demjenigen der anderen Amphibien, wie Gegenbaur meint, sondern einen Fortschritt der Bildung, indem die lebhaftere Entwickelung jenes Theils eine frühzeitige Verknöcherung verhindert und dieselbe erst in dem Uebergangszustande der Knorpelbildung eintreten lässt. Einen solchen Bildungsfortschritt hat Gegenbaur trotz des erwähnten Widerspruchs am Intervertebralwulste im grossen und ganzen nachgewiesen, dabei jedoch übersehen, dass die Anlage des Gelenks schon ursprünglich in den Bildungsursachen jenes Wulstes selbst begründet ist und daher nicht erst nachträglich in einem „kontinuirlichen Intervertebralknorpel" entstehe. Desshalb bezog auch Gegenbaur das an der Oberfläche zu Tage tretende quergestreifte Gewebe jener Anlage nur auf ein oberflächliches Ligament. Eine kontinuirliche Knorpelmasse, welche alle Wirbel mit einander verbände, habe ich weder bei Sala-

mandrinen noch bei Anuren gesehen. Allerdings geht der Knorpel jedes Wirbels allmählich in jene Scheidewand der Gelenkanlage über; dies geschieht aber auch am queren Umfange der vertebralen Abschnitte bei den Pelobatiden, wo doch niemand die ventralen Scheidentheile als knorpelige bezeichnet. — Mit diesem allmählichen Fortschritte in der Entwickelung der äusseren Chordascheide durch die ganze Reihe der Amphibien hängt auch die Veränderung der Wirbelform zusammen. Bisher war die Doppelkegelform der Wirbelkörper nur bei den geschwänzten Batrachiern und nach VOGT's Angabe bei Alytes obstetricans bekannt; ich finde sie auch bei den Anuren im Anfange der Entwickelung und halte sie überhaupt für die gemeinsame Grundform aller Batrachierwirbel, hervorgerufen durch dieselben überall vorhandenen Wirkungen der Wirbelbögen auf ihre Unterlage, wodurch das Wachsthum derselben in den vertebralen Abschnitten gehemmt, in den intervertebralen gesteigert wird. Man kann auch eigentlich nicht sagen, dass diese Form bei den Anuren durch eine nachträgliche abweichende Entwickelungsrichtung verdrängt werde; sondern während die früh entstandene Knochenrinde der Salamandrinen die vertebralen Abschnitte nur langsam sich verdicken lässt, dagegen über die sich ausdehnenden Intervertebralwülste mit immer weiterer Oeffnung auswächst, also die Grundform immer auffallender ausbildet, wird dieselbe bei den Anuren wenig weiter entwickelt und dadurch bloss der Aufmerksamkeit entzogen, theils weil die Wirbelkörper sich wenig verlängern, theils weil das Wachsthum der vertebralen Abschnitte weniger gehemmt ist, als bei den Salamandrinen. Endlich mag die breite Wirbelbogenbasis die ursprüngliche Form der Wirbelkörper der Anuren mehr verdecken, obgleich dieselbe im weiteren Umfange der Epiphysen stets angedeutet bleibt. Wie sehr diese Grundform nur von jener oben bezeichneten, der Wirbelbildung aller Amphibien gemeinsamen Ursache abhängt, erhellt am besten an den Unkenlarven. Bei diesen äussert sich das Wachsthum der äussern Chordascheide nur im dorsalen Theile; und übereinstimmend damit zeigt sich auch jene auf dieselbe ausgeübte Wirkung nur in einer sattelförmigen Ausbildung der Oberseite des primitiven Wirbelkörpers, d. h. in einer entsprechend partiellen Doppelkegelform. Diese Beschränkung der gleichmässigen Entwickelung des Wirbelkörpers enthält auch den einzigen Unterschied der sogenannten epichordalen Wirbelbildung von den übrigen Bildungstypen und ich habe schon darauf hingewiesen, dass jene Abweichung nicht unvermittelt dasteht, sondern in den bei den Kröten und Fröschen nachweisbaren Formen ein allmählicher Uebergang zu der regel-

mässigen Grundform zu finden ist. Auffallend bleibt es nur, dass die irrthümliche Auffassung dieser unregelmässigen perichordalen Entwickelungsform der Wirbel von DUGÈS an bis in die neueste Zeit unbeanstandet überliefert werden konnte. Die genauere Untersuchung derselben weist aber noch einen anderen zwischen den Anuren und übrigen Amphibien aufgestellten Unterschied zurück. GEGENBAUR legt einigen Nachdruck darauf, dass die Anuren keinen Chordaknorpel entwickelten und sich dadurch den höheren Wirbelthieren näherten (Nr. 88 S. 65); nachdem ich aber diesen Knorpel bei der Unke nachgewiesen, bliebe noch zu untersuchen übrig, ob er nicht auch bei anderen Anuren, welche ihre vertebralen Chordareste verlieren, z. B. bei den Kröten, sich gleichfalls entwickele. Jedenfalls kann seine Anwesenheit oder sein Fehlen schon jetzt nicht mehr als Unterscheidungsmerkmal der beiden Amphibiengruppen gelten.

Aus allen allgemeinen Betrachtungen und besonderen Vergleichen hinsichtlich der Wirbelbildung der Amphibien ergibt sich ganz unzweideutig, dass sie in der ersten Anlage, in den Bildungsursachen und der ganzen Entwickelungsrichtung in allen Abtheilungen dieser Wirbelthierklasse durchaus gleich ist, und dass die Unterschiede der ausgebildeten Formen sich nur auf verschiedene Grade in der Energie derselben Entwickelungsvorgänge beziehen. Die beiderlei Wirbelanlagen, ihre gegenseitigen Beziehungen und die doppelkegelförmige Anlage des Wirbelkörpers sind gemeinsam und nur das Wachsthum der äusseren Chordascheide schreitet von der äussersten Beschränkung auf die intervertebralen Abschnitte (Cöcilia, Proteus) durch eine immer grössere Ausbreitung des Intervertebralwulstes (Menobranchus, Siredon, Menopoma, Salamandrinen) bis zu einem blossen Ueberwiegen in den intervertebralen Abschnitten (Anuren) fort. Die intervertebrale Beschränkung jenes Wachsthums bedingt in jedem Fall die regelmässige und frühzeitige Verknöcherung der vertebralen Abschnitte; die Wucherung auch der letzteren hält die frühzeitige Verknöcherung nothwendig auf und geht mit einer Abweichung von jener Regelmässigkeit in der ganzen äusseren Chordascheide Hand in Hand, welche bei den Fröschen ganz gering anfängt, sich dann bei den Kröten steigert, um bei den Pelobatiden und ihren nächsten Verwandten zur vollen Einseitigkeit zu gelangen. Mit der allmählichen Ausbildung der Intervertebralwülste steht die ebenso fortschreitende Entwickelung der Zwischenwirbelgelenke in innigem Kausalzusammenhange. Nach dieser Darstellung können aber die histiologischen Unterschiede nicht mehr besondere Berücksichtigung

finden, da sie nur die nothwendigen Folgen der quantitativen Unterschiede in wesentlich gleichen Entwickelungsreihen sind. Diese Wachsthumsdifferenzen beziehen sich allerdings vorherrschend, aber nicht ausschliesslich auf die äussere Chordascheide, denn der zunehmenden Energie in ihrem Wachsthum geht eine ähnliche Steigerung an den Wirbelbögen parallel. Diese sind nämlich bei den Anuren relativ dicker und namentlich ihre Basen erheblich verbreitert, sodass sie schliesslich einen nicht geringen Theil des queren Umfanges der Wirbelbögen umfassen.

Von den übrigen Wirbelthieren schliessen sich hinsichtlich der Wirbelbildung die Knochenfische und die Amnioten an die beiden Enden der Amphibienreihe an. An Forellenembryonen fand ich die Entwickelung der Wirbelsaite in allen wesentlichen Punkten vollkommen übereinstimmend mit derjenigen der Batrachier. Anfangs sind die Embryonalzellen der Wirbelsaite deutlich radiär angeordnet; bald verliert sich aber dieses Bild, weil die von vorn nach hinten sich stark abplattenden Zellen eine entsprechende Ausdehnung im Querschnitte des Organs gewinnen und alsdann scheibenförmig den grössten Theil dieses Querschnittes durchsetzen. Diese Umbildung bezieht sich auf alle Zellen, und sobald die Vakuolenbildung in der bei den Batrachiern beschriebenen Weise angefangen hat, geht auch bei den Forellenembryonen die Integrität der ursprünglichen Chordazellen verloren, indem sie in die dünnen Wände der mit gallertiger Flüssigkeit gefüllten Vakuolenräume übergehen, und diese Wände zu den einfachen Scheidewänden des Gallertkörpers, nach aussen aber zur kontinuirlichen und sehr dünnen protoplasmatischen Rindenschicht verschmelzen. In der letzteren habe ich bis nach dem Erscheinen der Wirbelbögen keine Zellen entdecken können, welche überdies bei der geschilderten Entwickelung der Wirbelsaite aus den scheibenförmigen, oft die ganze Dicke des Organs durchsetzenden Embryonalzellen nicht abgeleitet werden, sondern nur als Neubildungen entstehen könnten. Ich muss daher die Richtigkeit einer Abbildung GEGENBAUR's von der Chorda eines Lachsembryo bestreiten (Nr. 118 Taf. IX Fig. 16). Ueber die dicke innere Chordascheide habe ich nichts besonderes zu bemerken. Eine kontinuirliche Skeletschicht (GEGENBAUR Nr. 88 S. 58) habe ich an den Knochenfischen ebensowenig wie an anderen Wirbelthieren gesehen; auch ihre Wirbelanlagen bestehen in der cylindrischen, der Wirbelsaite angepassten äusseren Scheide und den Wirbelbögen, welche aus abgelagerten Dotterbildungszellen hervorgehen. Dadurch, dass ihre protoplasmatische Grundmasse durch Karmin

lebhaft gefärbt wird, unterscheidet sich die äussere Chordascheide leicht von dem umgebenden Bildungsgewebe, wobei natürlich zunächst Frontalschnitte zu berücksichtigen sind. Da diese äussere Chordascheide niemals knorpelig wird, so bleibt sie auch von den aufsitzenden knorpeligen Wirbelbögen stets deutlich gesondert. Die letzteren haben eine konische Gestalt und wachsen gerade aufwärts, was natürlich von der einfacheren Anordnung der Muskeln abhängt. Sie bleiben daher wie der ganze Lokomotionsapparat der Fische auf einer niedrigen Bildungsstufe stehen, welche von den Amphibien überschritten wird. Dasselbe gilt vom Wirbelkörper; die vertebralen Abschnitte der äusseren Chordascheide verknöchern gerade so wie bei den geschwänzten Amphibien, die intervertebralen Ringe zeigen aber nicht einmal die Anfänge einer Wucherung und Knorpelbildung, welche Gegenbaur selbst bei den niedersten Amphibien entdeckte, sondern gehen offenbar in die bindegewebigen Intervertebralligamente über. Wenn ich daher Gegenbaur beistimme, dass der Intervertebralknorpel die niedersten Amphibien über die Knochenfische erhebe (Nr. 88 S. 64), so geschieht es doch nicht in dem Sinne, als wenn derselbe bei den Teleostiern überhaupt kein Homologon hätte und beide Klassen dadurch eigentlich weit geschieden würden (Nr. 118 S. 397). Hätte Gegenbaur die allerersten Entwickelungszustände der Wirbelsäule der Amphibien und Knochenfische untersucht, hätte er insbesondere die äussere Chordascheide als die einheitlich morphologische Grundlage sowohl der primitiven perichordalen Wirbelkörpertheile als ihrer intervertebralen Verbindungen erkannt, so wären die Ergebnisse seiner sonst so gründlichen und gedankenreichen Untersuchungen gewiss anders ausgefallen. Denn wie überall bieten auch im vorliegenden Falle die weiter entwickelten Zustände für sich allein zu unsichere Ausgangspunkte, um den onto- und phylogenetischen Zusammenhang der Erscheinungen und daraus die Homologie der einzelnen Theile festzustellen. Ich sehe mich daher veranlasst, die Mannigfaltigkeit der bezüglichen anatomischen Thatsachen und selbst die embryologischen Untersuchungen, soweit ich dieselben selbst nicht prüfen konnte, hier unberücksichtigt zu lassen und mich zunächst auf den Forellenembryo zu beschränken. Dessen Wirbelbildung bleibt nach meinen Beobachtungen allerdings unter derjenigen von Cöcilia und Proteus stehen; aber der Unterschied beruht nicht darin, dass die Intervertebralknorpel dieser Amphibien als vollständig neue Theile dazukämen, sondern darin, dass die überall gleichen Anlagen der Intervertebralringe der äusseren Chordascheide bei der Forelle bloss in dünne Bänder, bei den Amphibien

ausserdem noch in verschieden dicke Knorpelringe sich verwandeln. Nach dem morphologischen Werth schliessen sich also die Forellenwirbel unmittelbar an die Proteuswirbel rückwärts an, wobei jedoch in Folge der späteren Knochenablagerung auf den primitiven Wirbelkörper und der Betheiligung der Wirbelbögen an der Herstellung des anatomischen Wirbelkörpers Besonderheiten von sekundärer Bedeutung sich entwickeln können. Und es ist nicht unmöglich, dass solche minder wichtige Eigenthümlichkeiten bei einem grossen Theil der Teleostier die fundamentale Uebereinstimmung verdecken.

Sowie die von mir untersuchten Knochenfische die zusammenhängende Entwickelungsreihe der verschiedenen Amphibienwirbel rückwärts ausdehnen, scheinen die Amnioten sie zu höheren Bildungen fortzuführen. Hinsichtlich der Wirbelsaite der Vögel und Säuger muss ich das oft Erwähnte noch einmal wiederholen. Die ganze Masse der embryonalen Chordazellen wird zur Herstellung eines Gallertkörpers und einer dünnen protoplasmatischen Rindenschicht verbraucht, in denen intakte Zellen nicht mehr nachweisbar sind. Ihr ganzer Bau stimmt vollkommen mit demjenigen der Chorda der Knochenfische und Amphibien überein; doch sind die freien Kerne der Rindenschicht an jungen Schaf- und Kaninchenembryonen sowie an 5—6tägigen Hühnerembryonen noch viel deutlicher zu erkennen als bei den erstgenannten Thieren, wobei ich wiederholt darauf aufmerksam mache, dass diese Thatsachen nur an Flächenansichten jener Schicht zu eruiren sind, welche wie es scheint bisher wenig benutzt wurden. Wenn daher W. Müller darin Recht haben mag, dass in der ersten Zeit der Vakuolenbildung, über welche ich keine Erfahrungen besitze, die peripherischen Chordazellen zum Unterschied von den früher angeführten Wirbelthieren intakt bleiben (Nr. 74 S. 335—338), so existiren solche Rindenzellen an 5—6tägigen Hühnerembryonen ganz bestimmt nicht, noch viel weniger aber an 4 Centimeter langen Embryonen des Schafes, da ich sie in viel jüngeren vermisste. — Ueber die eigentliche Wirbelbildung der Amnioten habe ich nur folgendes zu berichten. Der erste Fortschritt gegenüber den niederen Wirbelthieren besteht jedenfalls darin, dass die Wirbelsaite wenigstens der Vögel und Säuger in keiner Weise mehr zur Skeletfunktion benutzt wird, sondern lediglich als Grundstock zur Ablagerung des sekundären Stammskelets dient, daher aber auch relativ am frühesten schwindet. Eine kontinuirliche, Wirbelbögen und Wirbelkörper gemeinsam differenzirende Skeletschicht muss ich auch für die Amnioten in Abrede stellen und namentlich die Remak'sche Darstellung (Nr. 40 S. 41) als unrichtig bezeichnen, wonach die innere Hälfte

jedes Segments sich in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt, die Anlage eines Spinalganglions und eines Wirbelbogens spalte, und der letztere sich erst nachträglich an die Grenze zweier Segmente verschiebe. Die Wirbelbögen sind eben keine Differenzirungen vorhandener Embryonalanlagen, sondern wachsen als Neubildungen von ihrer Basis an aufwärts; an Säugethierembryonen sehe ich anfangs zwischen den sehr grossen Spinalganglien nur Gefässe und einiges Bildungsgewebe, die Wirbelbögen wachsen erst später dazwischen hinein. Noch unbegründeter ist die Angabe Remak's über die zweifache Gliederung der Wirbelkörpersäule (Nr. 40 S. 42—43), indem die „primitiven Wirbelkörper" als die um die Wirbelsaite zusammengewachsenen unteren Segmentränder in ihren Grenzen durchaus mit den Segmenten zusammenfallen, dann aber verschmelzen und durch die „sekundären Wirbelkörper" ersetzt werden sollen, deren Grenzen der Mitte der Segmente entsprächen. Die primitiven Wirbelkörper Remak's existiren überhaupt nicht; sein Irrthum liesse sich aber vielleicht dadurch erklären, dass, wie ich an jungen Schafsembryonen finde, die hintersten Rumpfwirbelkörper je eine quere Einschnürung zeigen*, und Remak seine Auffassung wie es scheint nur aus einem ganz ähnlichen Bilde schöpfte. — Der Ursprung der Bildungszellen der Wirbelbögen wie der Wirbelkörper dürfte aber bei den Amnioten wegen der viel weniger klaren histiologischen Verhältnisse ihrer Embryonalanlagen nicht so leicht wie bei den Amphibien und Fischen nachzuweisen sein; und die schon erwähnte His'sche Lehre, dass alle Bindesubstanzen von den Gefässadventitien abstammten (Nr. 109 S. 40. 41. 175—179), ist mir am Hühnchen nicht wahrscheinlicher geworden als an den Batrachiern. Die erwähnte geringe Deutlichkeit der Embryonalzellen der höheren Amnioten erschwert natürlich auch die Erkenntniss ihrer ersten Wirbelanlagen. Zur Zeit, wann sie aus den umgebenden Massen klar hervortreten, lässt sich zwischen den Bögen und den Centraltheilen der Wirbelkörper eine Grenze nicht leicht auffinden; im vorderen Rumpfe junger Schafsembryonen aber, deren Wirbelsaite noch nicht angefangen hatte

---

* Dies erinnert offenbar an Kölliker's Beobachtung von der Wirbelverdoppelung bei Haien, wobei jedoch auch die Nerven sich verdoppelten (Nr. 44 S. 199). Ich finde dagegen im Schwanze von Scyllium doppelt soviele vollständige Wirbel als Ganglien und Muskelsegmente. Dass diese merkwürdige Erscheinung aus einer nachträglichen Theilung hervorgehe, muss ich bezweifeln, weil alsdann die Bögen, Interkalarknorpel und diskreten Dornfortsatzanlagen sich nicht einfach neben einander verdoppeln, sondern auf unbegreifliche Weise alternirend stellen müssten.

zu schrumpfen, fand ich um dieselbe eine dicke Zellenschicht, deren Elemente durchweg koncentrisch angeordnet waren, und im seitlichen Anschlusse daran offenbare Wirbelbogenanlagen, deren Zellen jedoch ohne bestimmte Anordnung waren, sodass dadurch eine wenn auch nicht ganz scharfe Grenze gegen die unmittelbare Umhüllung der Wirbelsaite gegeben war. Diesen Befund halte ich für genügend, um mit Rücksicht auf die klaren Bilder bei den Amphibien und Knochenfischen auch für die Säuger, denen sich wahrscheinlich die übrigen Amnioten anschliessen, eine äussere Chordascheide als besondere Wirbelanlage anzunehmen. Das Bemerkenswertheste an unserem Objekte waren jedoch die Massenverhältnisse und Lagerungsbeziehungen der beiderlei Anlagen. Die relativ sehr kleinen Masse der Wirbelsaite bedingen es, dass wenn auch die äussere Scheide bei der so spät eintretenden Muskelaktion und ihrer Wirkung sich anfangs bis zu einer ansehnlichen Dicke unbeschränkt entwickeln kann, dieser ganze axiale Wirbeltheil doch nur eine sehr unvollständige Unterlage des Rückenmarkes bildet; daher krümmen sich die mächtigen Wirbelbogenbasen von Anfang an unter das letztere, um sich dem Axentheile in seiner ganzen Höhe anzulegen und mit zugeschärftem Rande auf seine Ober- und Unterseite überzugreifen. Dieses Uebergewicht der Wirbelbögen stimmt nicht nur vollkommen überein mit der später hervortretenden Doppelkegelform der Wirbelkörper, d. h. dem schliesslich dennoch ungleichmässig abgeänderten Wachsthum der dicken Chordascheide, sondern erklärt auch das Fehlen einer deutlichen Abgrenzung zwischen den zweierlei Wirbelanlagen älterer Embryonen: indem die histiologisch noch ziemlich indifferenten Wirbelbogenbasen den Axentheil vollständig umwachsen, ordnen sich ihre Zellen ebenfalls koncentrisch um denselben an, wird also das frühere Grenzmerkmal verwischt, dagegen ein ganz unmerklicher Uebergang aus der Zellenanordnung des Wirbelkörpers in diejenige der freien Bogentheile hergestellt. Mit dieser starken Wucherung der histiologisch indifferenten Wirbelanlagen stimmt nach den früheren Erörterungen die späte Knorpel- und Knochenbildung gut überein. — Für die Reptilien darf ich, gestützt auf die Untersuchungen Gegenbaur's (Nr. 88 S. 40 und flg., Nr. 118 S. 398—401), annehmen, dass die Entwickelung ihrer Wirbel sich vollständig an diejenige der Amphibien und zwar zum Theil (Ascalobatae) der niedersten unter ihnen sich anschliesse. Wenn ich dabei Gegenbaur folge, so geschieht es natürlich nur bedingt, indem ich eine andere Auffassung der Wirbelbildung von den Amphibien auf jene Amnioten übertrage als mein Gewährsmann. — Was ich über die Form

der Wirbelbögen der Amphibien und die damit zusammenhängende Bildung der Zwischenbogengelenke mittheilte, gilt gleicherweise für alle Amnioten, deren fertige Wirbel das betreffende Verhältniss noch deutlich erkennen lassen.

Die besten Beweise für die getrennte Anlage der äusseren Chordascheide und der Wirbelbögen bieten jene Wirbelthiere, in denen die erstere schon längst bekannt und nur nach ihrem Ursprung und ihren Homologien verschieden aufgefasst wurde — die Selachier und die Dipnoi. Auch an dieser Stelle halte ich eine wiederholte Zusammenstellung der verschiedenen einzelnen Formen und Beschreibungen für überflüssig und beziehe mich bloss auf die neuesten Darstellungen (Gegenbaur Nr. 118 S. 374. 389, W. Müller Nr. 74 S. 349—353). Entgegen seiner früheren Ansicht (Nr. 88 S. 64) hält Gegenbaur die durch die sogenannte Elastica externa nach aussen deutlich abgegrenzte, knorpelig-bindegewebige Chordascheide für ein Produkt der Rindenzellenschicht der Wirbelsaite, wie sie allen Fischen zukomme, und daher für ein Homologon der nicht organisirten Kutikularbildungen der Wirbelsaite anderer Wirbelthiere (meine innere Chordascheide). W. Müller bestreitet die Zulässigkeit dieser Auffassung und glaubt, dass jene Chordascheide dem perichordalen Theile der Skeletschicht der Amphibien entspreche. Auf Grund freilich sehr beschränkter Untersuchungen an Selachierembryonen (Acanthias, Scyllium), noch mehr aber aus Rücksicht auf den an den übrigen Wirbelthieren festgestellten Entwickelungsverlauf schliesse ich mich der Auffassung Müller's an, natürlich mit der schon erörterten Einschränkung, dass die betreffende Wirbelanlage weder von den Gefässadventitien abstamme, noch mit den Anlagen der Wirbelbögen aus einer kontinuirlichen Skeletschicht hervorgehe, um sich erst später bis zu einem gewissen Grade von denselben abzugrenzen*. Alsdann ist aber auch die Uebereinstimmung in der Wirbelbildung der bei weitem meisten Wirbel-

* W. Müller sagt an der betreffenden Stelle (Nr. 74 S. 353): „Sie (die Zellen der Adventitia) umwachsen die Chorda zunächst seitlich und liefern die Anlagen der Wirbelbogen, erst später umwächst die innerste Schichte die Chorda auch oben und unten unter Bildung einer koncentrischen, aus spindelförmigen Zellen bestehenden Umhüllung. Diese Umhüllung ist es, welche durch ein membranartiges Netz feiner elastischer Fasern von der Cutikularschicht der Chorda nach Innen und durch ein viel lockeres von den Wirbelbogen nach aussen sich abgrenzt.“ Es erhellt daraus, dass W. Müller die ursprüngliche und fundamentale Trennung der Wirbelbogenanlagen und der perichordalen Wirbelkörperanlagen der Anuren, von deren verschiedenen Texturverhältnissen er überdies nichts anführt, gar nicht gekannt hat. Uebrigens kann ich die Anwesenheit der elastischen Fasern unter den Wirbelbogenbasen nicht bestätigen.

thiere ganz offenbar; denn die Selachier und Dipnoi besitzen nach jener Annahme dieselben zweierlei Wirbelanlagen, die äussere Chordascheide und die Wirbelbögen, in der deutlichsten Sonderung, welche ich für die Knochenfische, Amphibien und Säuger direkt beweisen und für die übrigen Amnioten mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen konnte. Bemerkenswerth ist bei den Selachiern, dass sie durch das starke Wachsthum ihrer äusseren Chordascheide eine höhere Entwickelungsstufe andeuten als die Amphibien, während doch das charakteristische Merkmal höherer Wirbelbildung, stärker entwickelte Intervertebralwülste fehlen. Zur Erklärung dieser Thatsache erinnere ich zunächst daran, dass gemäss meiner früheren Darstellung vom Zusammenhange der einzelnen Entwickelungsvorgänge das Wachsthum der äusseren Chordascheide überhaupt nicht nothwendig mit der Bildung eines Intervertebralwulstes zusammenfällt, sondern nur gewisse Abänderungen eines gleichmässigen Wachsthums auf Wirkungen der Bogenbildung zurückgeführt werden sollten. Jene aus der Entwickelungsgeschichte anderer Wirbel gewonnenen Vorstellungen scheinen mir aber gerade besonders geeignet, die eigenthümlichen Verhältnisse der Selachierwirbel in ein neues Licht zu setzen. Die dicke Chordascheide besteht an den mir vorliegenden Scylliumembryonen zu innerst aus einer dunkleren Schicht, welche die bekannte Doppelkegelform zeigt, in der sie auch später verkalkt, und welche die weiten Intervertebralringe allein bildet. Diese Form tritt äusserlich desshalb weniger hervor, weil um die vertebralen Verengerungen eine ringförmige helle Knorpelschicht derselben Scheide liegt, welche gegen die Intervertebralwülste zugeschärft ausläuft und daher gerade die Ausschweifung zum grössten Theile ausgleicht. Ihr sitzen die Wirbelbögen, allerdings mit verbreiteter Basis, sonst aber als schmächtige, cylindrische Stücke auf, welche in einer senkrechten Querebene aufwachsen, ohne jedoch über dem Rückenmarke zur Berührung zu kommen, wie Gegenbaur meint (Nr. 89 S. 605), sodass ihre spätere mediane Verbindung durch besondere diskret angelegte Knorpel (Dornfortsätze) bewirkt wird. Die Interkalarknorpel erscheinen in derselben Gestalt, nur umgekehrt nach unten verschmälert und den Intervertebralringen aufsitzend; jene oberen Verbindungsstücke liegen je zwischen den Spitzen der Bögen und der Interkalarknorpel, sodass ihrer zwei auf jeden Wirbel kommen. Dass die unvollkommenen Bögen, welche mit der einfachen Muskelanordnung übereinstimmen, anfangs die Doppelkegelform hervorriefen, aber ähnlich wie bei den Knochenfischen die Bildung von nach innen wuchernden Intervertebralwülsten nicht hervorzu-

rufen vermochten, ist nach dem früheren verständlich. Wenn aber darauf statt eines relativen Stillstandes gerade eine vertebrale Verdickung der äusseren Chordascheide erfolgt, so müsste nach meinen Voraussetzungen die Wirkung der Bögen auf ihre Unterlage geradezu sich zurückbilden; und dies lässt sich, wie ich glaube, an den Selachierwirbeln wirklich begründen. Schon an älteren Embryonen verschiedener Haie sehe ich die Ansätze der Rückenmuskeln auf die queren Sehnenscheiden beschränkt, und statt der bei anderen Wirbelthieren erkennbaren Vermannigfaltigung ihrer Befestigung an den Wirbelbögen erscheinen die letzteren an den reifen Selachiern sammt den Interkalarknorpeln zu breiten Platten umgebildet und diese zu einer festen Röhre um das Rückenmark gefügt, welche mit der Muskelaktion unmittelbar nichts mehr zu thun hat. Die Wirbelbögen des Selachier geben also umgekehrt wie bei anderen Wirbelthieren ihre Beziehung zu den Muskeln, durch deren Steigerung und Gliederung sie allein auf ihre Unterlage, die äussere Chordascheide, im Sinne der Wirbelkörperbildung wirken können, ganz auf, um in einer Anpassung an die häutige Rückenmarksröhre ihre ursprüngliche Bestimmung vollständig zu wechseln. Dann lässt sich aber auch die beschriebene Wirbelkörperbildung durchaus im Einklange mit dem von mir aufgestellten Kausalzusammenhange bei der Wirbelentwickelung erklären: es schwinden die Ursachen für den Fortschritt derselben so weit, dass an seine Stelle eine gewisse Entartung des allgemeinen Entwickelungsganges tritt. Diese Beweisführung mag unvollkommen sein, dürfte aber nicht ganz unberechtigt erscheinen, da sie nicht nur Neues erklärt, sondern auch meine früheren Voraussetzungen wesentlich erläutert. — Der grosse Formenreichthum, welcher nicht nur bei den Selachiern, sondern auch bei den übrigen Fischen* die Wirbelbildung auszeichnet, lässt zunächst bestimmte Entwickelungsreihen nicht mit Sicherheit bezeichnen, und muss ich mich für meinen Zweck damit begnügen unter jenen Thieren die Belege für gewisse fundamentale Vorgänge der allgemeinen Wirbelbildung gefunden zu haben. Nur ein kurzer Hinweis auf die Cyklostomen sei noch gestattet. Bekanntlich gilt ihr Stammskelet, d. h. die Wirbelsaite mit ihrer äusseren Scheide und die sich daran schliessende häutige Rückenmarksröhre für das vollkommenste Beispiel der

* Gegenbaur sagt (Nr. 88 S. 62). „Es sind also bei den Ganoiden die einfachsten wie die höchsten Formen der Wirbelkörperbildung vertreten, und es einigen sich zugleich bei ihnen die beiden sonst streng geschiedenen Hauptformen der Fischwirbelbildung, jene der Knochenfische mit der der Selachier.“

kontinuirlichen Skeletschicht. Wenn aber J. Müller von Petromyzon angibt (Nr. 76 I S. 84): „An dem oberen häutigen Rohr (sind) Knorpelschenkel angewachsen wie Rudimente von Wirbelbogen", so folgt daraus, dass diese Wirbelbogenanlagen ausserhalb der häutigen Röhre und ihr nur dicht anliegen, d. h. sich genau so verhalten, wie die homologen Theile der Batrachier, Fische und Amnioten zu der häutigen Rückenmarksröhre, welche nicht zum Skeletsystem gehört. Darin und dass ferner die knorpeligen Wirbelbögen auch bei den Cyklostomen von allen Theilen diskreter Wirbel zuerst erscheinen, während der ungegliederte Axentheil (die Wirbelsaite mit ihrer äusseren Scheide) das primordiale Stammskelet darstellt, wie es bei den Myxinoiden allein bestehen bleibt, finde ich Grund genug, das ganze Stammskelet der Cyklostomen den ersten von mir nachgewiesenen Entwickelungsstufen desselben bei höherstehenden Wirbelthieren, insbesondere den Batrachiern, gleichzustellen.

Wenn ich nach dieser freilich sehr unvollständigen Durchmusterung der meisten Wirbelthierklassen bezüglich ihres Wirbelbaues die Hauptmomente der Entwickelung kurz zusammenfasse, so darf ich als wesentlichstes Ergebniss obenan stellen, dass die Wirbel überall aus demselben Ursprunge und nach denselben Gesetzen sich bilden, und dass die verschiedenen Wirbeltypen ebenso wie die auf den ganzen Organismus bezüglichen „Typen" nur verschiedene Stufen eines gemeinsamen Entwickelungsganges bezeichnen. Hinsichtlich des Ursprungs der Wirbel ist daran festzuhalten, dass sie weder aus einer kontinuirlichen Skeletschicht, welche auch das Rückenmark röhrig umschlösse, noch überhaupt aus einer einheitlichen, sondern aus zweierlei Anlagen hervorgehen: dem unpaaren Axentheile (Wirbelsaite und äussere Chordascheide) und den paarigen, durchweg diskret entstehenden Wirbelbögen. Die Lehre von den „häutigen Wirbeln" ist um so unzulässiger, als der Begriff einer vollständig ungegliederten Wirbelsäule ein Widerspruch in sich selbst ist. Einen einheitlichen Entwickelungsverlauf der Wirbelbildung hat bisher nur Gegenbaur aufgestellt: die Knorpelbildung innerhalb der häutigen Skeletschicht sollte von den Bögen ausgehend sich um die Wirbelsaite ausbreiten, und so aus den paarigen Bögen allmählich ein einheitlicher Wirbel sich entwickeln (Nr. 118 S. 395—406). Diskontinuirliche Knorpelanlagen (niedere Amphibien) seien aus einer Rückbildung zu erklären, der Fortschritt der Entwickelung offenbare sich dagegen in der Ausbildung der Intervertebralknorpel, der Anlagen der Wirbelepiphysen und Zwischenwirbelgelenke. Nachdem ich die Einzelheiten dieser Darstellung bereits kritisirt, will ich hier nur hervorheben, dass

in ihr jeder Hinweis auf einen Kausalzusammenhang der Entwickelungserscheinungen fehlt, und dass, indem der Schwerpunkt in die Knorpelbildung verlegt ist, überall dort, wo dieselbe auf die Wirbelbögen (Knochenfische beschränkt oder wenigstens aus dem eigentlichen Wirbelkörper ausgeschlossen ist (niederste Amphibien), dem letzteren überhaupt die wesentliche Grundlage der übrigen Wirbelformen fehlt, also die Wirbelbildung nicht durch die ganze Wirbelthierreihe mit denselben Elementen beginnt. Ich habe dagegen versucht aus einem einheitlichen Entwickelungsverlaufe der Wirbelbildung auch ein einheitliches Kausalgesetz desselben abzuleiten; so wie ich beides, Verlauf und Gesetz der Erscheinungen, für die Batrachier bis ins einzelne ausführte, kann es, wie ich glaube, als Vorbild auch für die übrigen Vertebraten gelten. Von den Cyklostomen an durch die Teleostier, Amphibien und Amnioten hindurch finden wir dieselbe Reihenfolge der Stammskeletformen, die uns an der individuellen Entwickelung einer vollkommeneren Wirbelform entgegentritt: überall ist die Wirbelsaite die einzige primär-morphologische Anlage des Stammskelets, überall sind es die Stammuskeln, welche theils durch ihre morphologischen Anlagen (Segmente), theils durch ihre Funktion die sekundäre Skeletbildung veranlassen; überall endlich wird die Gliederung und weitere Ausbildung der letzteren durch die diskreten Wirbelbogenanlagen vermittelt und dadurch dem ursprünglichen Skeletgebilde, der Wirbelsaite die Thätigkeit successiv entzogen und endlich ihr Bestand zerstört. Sobald wir uns aber die grossen Schwankungen vergegenwärtigen, welche in der Entwickelungshöhe der Wirbel nahverwandter Thiere vorkommen (vgl. Kölliker Nr. 44, Gegenbaur Nr. 88), werden wir darauf verzichten müssen in den Entwickelungsreihen der verschiedenen Wirbelformen unfehlbare Wegweiser für phylogenetische Verbindungen zu suchen. Nur in einem Falle, bei den Haien*, glaube ich genügende Anhaltspunkte gefunden zu haben zu der Annahme, dass dort ebenso wie es schon bezüglich der Hirnbildung angedeutet wurde, eine Entartung einer höher angelegten Wirbelbildung vorliege. Die lebhafte Wucherung der äusseren Chordascheide weist mit ebenso grosser Wahrscheinlichkeit auf jene letztere hin, als die Umbildung der Wirbelbögen, das Aufgeben ihrer ursprünglichen Funktion eine Entfernung von der allgemeinen Entwickelungsrichtung deutlich offenbaren. Daher befinden sich die betreffen-

* Es ist sehr wohl möglich, dass das für die Haie Nachweisbare auch noch auf einige andere Wirbelthiere (gewisse Ganoiden, Chimära) übertragen werden könnte.

den Wirbelsäulen trotz ihrer relativ mächtigen Wirbelanlagen funktionell auf der niederen Stufe eines einfachen elastischen Stabes, wozu die Wirbelbögen als besondere lokomotorische Skelettheile nicht mehr gehören.

Es bleibt mir noch übrig einige besondere Theile des Stammskelets einer näheren Prüfung zu unterziehen, die Querfortsätze, Rippen und unteren Bögen. In der Beschreibung habe ich sie in der herkömmlichen Weise genannt und dabei festgestellt, dass die Anuren einfache Querfortsätze und Rippen, die Salamandrinen und wohl alle übrigen Amphibien dagegen im Rumpfe beiderlei Skeletstücke doppelt und paarweise verschmolzen besitzen, ausserdem aber noch untere Bögen an der Schwanzwirbelsäule. Indem ich aber hinzufüge, dass ich an den Larven der Salamandrinen die Anlagen der Querfortsätze und Rippen auch an den Schwanzwirbeln, welchen untere Bögen angefügt sind, wiederfinde, und dass dieser Befund sich noch an erwachsenen Thieren nachweisen lässt, geräth meine Darstellung in offenbaren Widerspruch mit der neuerdings von Gegenbaur durchgeführten Deutung jener Anhänge und Fortsätze der Wirbel (Nr. 89 S. 602—605. 612—622, Nr. 118 S. 406—417). Allerdings hatte schon Rathke (Nr. 47 S. 128) eine im allgemeinen zutreffende vergleichende Darstellung der Wirbelfortsätze gegeben, indem er von den Wirbelkörpern zwei Strahlen aufwärts (obere Bögen) und zwei abwärts hervorgehen liess, die sogenannten Rippen der Fische und die unteren Bögen der Schwanzwirbel aller Wirbelthiere, während die seitlichen Querfortsätze und die von ihnen sich abgliedernden Rippen der Amphibien und Amnioten besondere, von jenen unteren Wirbelstrahlen unterschiedene Bildungen sein sollten. Da jedoch Rathke diesen Vergleich weder embryologisch noch sonstwie zu begründen versuchte, vermochte er demselben keine bleibende Anerkennung zu sichern, sodass Gegenbaur mit demselben Recht eine ganz abweichende Auffassung vortragen konnte. Er stellt dem System der oberen Wirbelbögen das untere Bogensystem entgegen, welches die Querfortsätze einerseits, andererseits die Rippen und unteren Bögen, und diese zwar als zweierlei Entwickelungsstufen gleichwerthiger Anlagen, umfasst. Beide Bogensysteme seien nicht homotype Theile, weil sie „bei absoluter Verschiedenheit der subvertebralen und supravertebralen Hohlräume" überhaupt nicht „vergleichbare Objekte seien" (Nr. 118 S. 412). Das ventrale Bogensystem, welches die betreffenden Hohlräume ebenso

umschliesst wie die oberen Wirbelbögen das Rückenmark, wird durch seine „Anpassung an den veränderlichen Umfang“ der eigentlichen Rumpfhöhle von den Wirbelkörpern abgegliedert, behält dagegen in der Umschliessung des beständigeren Kaudalkanals die indifferentere Form unbeweglicher Wirbelfortsätze. Diese werden von Gegenbaur als „untere Bögen“, alle gegliederten Anhänge als „Rippen“ bezeichnet, denen sich die Querfortsätze als häufige Träger der Rippen und andererseits bisweilen als Elemente besonderer unterer Dornfortsätze (Teleostier) anschliessen, welche jedoch mit den eigentlichen unteren Bögen nicht zusammengeworfen werden dürften (Nr. 89 S. 603. 605. 617. 618, Nr. 118 S. 409. 413. 417).

Da diese Darstellung aus Untersuchungen hervorging, welche durch die ganze Wirbelthierreihe ausgeführt wurden, so handelt es sich in erster Reihe darum, die bei verschiedenen Thieren und in verschiedenen Körperregionen gleichwerthigen Stücke herauszufinden. Dabei stützte sich aber Gegenbaur nicht auf embryologische Thatsachen, welchen allein die Entscheidung über die Homologie zusteht, sondern nur auf die fertigen Zustände, die rein anatomische Beobachtung, welche wohl die Geltung der ersteren verallgemeinern, aber für sich allein dieselben niemals mit voller Sicherheit ersetzen kann. Die Unvollkommenheit einer solchen anatomischen Argumentation ergibt sich denn auch sofort, wenn wir die bezüglichen Untersuchungen Gegenbaur's näher prüfen. Einmal wechselte er seine Definition in kurzer Zeit vollkommen aus: indem er zuerst von der gewiss willkürlichen Voraussetzung ausging, dass die Rippen nicht als kontinuirliche Wirbelfortsätze sondern selbstständig sich entwickelten, erschienen ihm dieselben als die ursprünglichen Stücke, von denen ein Theil durch Verschmelzung mit den Wirbeln die unteren Bögen bilde (Nr. 118 S. 414. 415. 417); darauf nannte er sie aber umgekehrt „Fortsatzbildungen der Wirbel“, welche durch Abgliederung aus den unteren Bögen sich differenzirt hätten (Nr. 89 S. 617. 621). Ebenso schwankt aber auch seine Deutung einzelner Stücke, wie z. B. der seitlichen Wirbelfortsätze der Schildkröten, welche er anfangs für einfache Querfortsätze, später ohne erkennbare Veranlassung für indifferente Anlagen solcher nebst den zugehörigen Rippen erklärte (Nr. 118 S. 414. 415, Nr. 89 S. 619). Und wenn Gegenbaur bei der ersten Entscheidung es ausspricht, „dass der auf eine Vergleichung von Folgestücken bei einem und demselben Thiere sich gründende Nachweis einer Homotypie nur dann völlige Geltung haben kann, wenn auch die genetischen Beziehungen mit dem Befunde des ausgebildeten

Theiles im Einklange stehen", so wurde doch gerade in jenem Falle die bezügliche embryologische Thatsache der anticipirten anatomischen Definition untergeordnet und dadurch ihre Beweiskraft illusorisch gemacht: weil die fraglichen Fortsätze aus den Wirbeln hervorwüchsen (Rathke), sollten sie keine Homologa von Rippen sein, obgleich deren selbstständige Entwickelung eine unbegründete anatomische These war, welche Gegenbaur selbst alsbald aufgab. Im übrigen basiren aber alle seine Feststellungen lediglich auf anatomischen Vergleichen, namentlich der Folgestücke am blossen Skelet. Dass aber bei einer solchen Methode nicht nur die einzelnen Deutungen, sondern auch die allgemeineren Vorstellungen unsicher und unklar bleiben müssen, ist natürlich. Daher ist bisher, solange die Bedeutung der morphologischen Entwickelung überhaupt nicht genügend erkannt war, auch das Verhältniss des festen Stammskelets und namentlich seiner Bögen und Fortsatzbildungen zu den übrigen Körpertheilen irrig aufgefasst worden. Es gehört, wie ich darzuthun mich bemüht habe, nicht gleich der Wirbelsaite zu den primärmorphologischen und -typischen Anlagen, sondern stellt nachträgliche Neubildungen vor, welche neben manchen andern Bildungen (Gefässe, Nerven, Rückenmarkshäute) innerhalb des indifferenten Bildungsgewebes aus dem plastischen Ernährungsmaterial (Dotterbildungszellen) entstanden und sich dabei ebenso wie jene andern den bestehenden morphologischen Embryonalanlagen anpassten. Ja, man kann sagen, dass sie eigentlich nur den Lagebeziehungen dieser Embryonalanlagen, den in denselben enthaltenen Formbedingungen ihre Entstehung verdanken, indem das plastische Ernährungsmaterial dadurch zu ungleichmässiger Verheilung im interstitiellen Bildungsgewebe, zu den lokalen Anhäufungen veranlasst wird, deren histiologische Umbildung das gegliederte Stammskelet erzeugt. Daher ist aber auch die morphologische Selbstständigkeit dieser von mir sogenannten sekundär-typischen Theile keine ihnen eigenthümliche sondern nur eine entlehnte; und sowie desshalb das gegliederte Stammskelet nicht zum Begriff des Wirbelthiertypus gehört, darf es auch nicht für sich allein vergleichend betrachtet, d. h. die einzelnen Theile wie etwa beim Centralnervensystem immer nur auf das Ganze ihrer Anlage bezogen werden. Wie sehr die Verkennung dieser Verhältnisse der vergleichenden Osteologie schadete, werde ich ganz besonders beim Kopfe auszuführen haben. Für das Stammskelet des Rumpfes lassen sich die meisten Irrthümer darauf zurückführen, dass seine Bedeutung in der Umschliessung des Rückenmarks gesucht wurde. Die daraus

geschöpfte irrige Vorstellung, dass seine gegliederte Form der häutigen Rückenmarksröhre der Cyklostomen homolog sei, wurde darauf in die Entwickelungsgeschichte hineingetragen und veranlasste so die Lehre von der kontinuirlichen, röhrigen Skeletschicht, welche die ursprünglichen Beziehungen der passiven zu den aktiven Bewegungsorganen der Aufmerksamkeit ganz entzog. Wurden aber die oberen Bögen nur auf den eingeschlossenen Raum und dessen Kontenta bezogen, so lag es nahe, den übrigen Wirbelanhängen und Fortsätzen ähnliche Beziehungen zu den subvertebralen Räumen zuzusprechen. So wurde überall eine einfache Reihe unterer, der Rumpfhöhle und dem Kaudalkanal angepasster Bögen aufgesucht und gefunden, wobei man ein ganzes Fortsatzsystem übersah oder vom Stammskelet willkürlich ausschloss, (die eigentlichen Schwanzrippen der Amnioten, die sogenannten Fleischgräten der Fische), andererseits unter dem Namen der Rippen und Querfortsätze homologe Stücke trennte, ungleichwerthige zusammenstellte. Wie schematisch die Begründung solcher Auffassungen oft war, erhellt daraus, dass die Abgliederung oder „Rippenbildung“ der unteren Bögen, welche aus einer Anpassung an den veränderlichen Umfang der Rumpfhöhle hervorgehen soll, um den unveränderlichen Kaudalkanal der Reptilien ebenfalls erfolgt, und für das Unterbleiben einer solchen Abgliederung im Halse und in der Lendengegend jedenfalls andere Gründe hervorgesucht werden müssen, als die Unveränderlichkeit der betreffenden subvertebralen Räume. Die wahren Ursachen aller Zustände der verschiedenen Wirbelfortsätze lassen sich eben erst aus ihrer Entwickelungsgeschichte erkennen, welche uns ihre ursprünglichen Beziehungen und Homologien aufdeckt.

Zunächst lernen wir aus der Entwickelungsgeschichte der Batrachier, dass die aus den Segmentkernen hervorgehenden Stammuskeln die Bildung des Stammskelets beherrschen. In welcher Weise dies am Wirbelkörper und den oberen Bögen erfolgt, ist bereits geschildert worden; für alle übrigen Wirbelfortsätze ist die Kenntniss von der wechselnden Lage jener Muskelmassen wichtig. Da ihre Anlagen, die Segmentkerne, die überwiegende Masse der Segmente ausmachen, so verhalten sie sich natürlich durchaus übereinstimmend mit den ganzen Segmenten, deren nach den Körperregionen verschiedene Anordnung bereits geschildert wurde (S. 209 und flg.). Im Schwanze sind daher die Stammuskeln am gleichmässigsten angeordnet (*Taf. XIII, XVIII*); ihre Mitte liegt ohngefähr in der Höhe der Wirbelsaite und die unteren Hälften erstrecken sich in ähnlicher Weise gerade abwärts wie die oberen bis

über das Rückenmark gerade aufsteigen. Im Rumpfe verhalten sich die oberen Hälften ebenso, die unteren dagegen sind zur Seite der Chorda zusammengezogen und desshalb von Anfang an verbreitert, um später mehr oder weniger seitlich auszuwachsen*. Ausserdem tritt eine vollständige Trennung beider Hälften aller Stammuskeln ein. — Die diesen präexistirenden Muskelanlagen sich anpassende Skeletbildung besteht erstens in Bögen, welche unabhängig von der äusseren Chordascheide und nur auf sie gestützt sich der Innenseite der Stammuskeln längs der queren Scheidegrenzen anlegen und dort deren Befestigungen aufnehmen; zweitens in seitlichen Fortsätzen, welche aus jenen Bögen zwischen die oberen und unteren Muskelhälften hineinwachsen und gleichsam als quere Träger derselben erscheinen. Bei der durchgängigen horizontalen Muskeltheilung und der Gleichartigkeit der oberen Muskelhälften sind die Formbedingungen für die oberen Bögen und seitlichen Fortsätze überall dieselben, diese Skelettheile daher an allen nicht rudimentären Wirbeln sowohl des Rumpfes wie des Schwanzes, wo ein solcher persistirt, vorhanden. Die unteren Muskelhälften bieten aber nur im Schwanze ähnliche Anpassungsbedingungen dar wie die oberen Bögen, schliessen sich dagegen im Rumpfe, nachdem sie zur Seite der Wirbelkörper verschoben, vollständig den lateralen Wirbelfortsätzen an; und die Erfahrung, dass die unteren Bögen nur an den Schwanzwirbeln vorkommen (Urodelen), bestätigt ihre Abhängigkeit von der erstgenannten Lage der Stammuskeln. Obere und untere Bögen sind mithin nach Ursprung und Lagebeziehungen als homotype Theile zu betrachten. Gegenbaur's Einwand ist nach seiner Begründung nicht stichhaltig, denn die ursprünglichen, wesentlichen Beziehungen der beiderlei Bögen werden eben nicht durch die Kontenta der eingeschlossenen Räume, sondern durch die angehefteten Muskeln bedingt; im übrigen gehört aber jener Einwand eigentlich nicht ganz hierher, da er sich auf das ganze untere Bogensystem Gegenbaur's, also auch auf die seitlichen Fortsätze bezieht, welche allerdings weder den oberen noch den unteren Bögen homotyp sind. Diese Fortsätze sind bei ihrer Anpassung an die horizontale Muskeltheilung in ihrem Wachsthume von der seitlichen Ausbreitung der von ihnen getragenen Muskelmassen abhängig, welche natürlich im Schwanze am geringsten ist und sich bis in den vorderen Rumpftheil steigert, ohne jedoch eine auffallende Differenz zu

* In Folge der Anschwellung des Bauches findet jene Zusammenziehung bei den Anurenlarven viel früher statt als bei den Larven der Urodelen (*vgl. Taf. XIX Fig. 338—340*).

erreichen. Dabei tritt offenbar unter dem Einflusse der sich ausbreitenden und verstärkenden Muskelansätze die Gliederung jener Fortsätze in die medialen Wurzelstücke (Querfortsätze) und die Aussenglieder (Rippen) ein; wo die Entwickelung dieser Fortsätze nicht so weit fortgeschritten oder die Gliederung durch Verwachsung rückgängig gemacht ist, müssen sie daher stets als die indifferenten Anlagen je eines Querfortsatzes und einer Rippe angesehen und von Querfortsätzen in diesem Sinne unterschieden werden. Ich werde sie Rippenfortsätze nennen. Von diesen Rippenfortsätzen der Anuren sagt Gegenbaur (Nr. 89 S. 619): „Bei den Anuren sind sie (die Rippen) vollständig verloren gegangen, oder werden in indifferentem Zustande durch die hier sehr ansehnlichen Querfortsätze repräsentirt.“ Dagegen muss ich bemerken, dass diese Fortsätze nicht einen unentwickelten, sondern einen rückgebildeten Zustand darstellen. Eine solche Rückbildung fehlt bekanntlich nicht nur an den Rumpfwirbeln, sondern auch an einigen vorderen Schwanzwirbeln der ausgewachsenen geschwänzten Amphibien, wie ich Stannius für Menopoma bestätigen kann (Nr. 80 II S. 12). Gegenbaur erwähnt dieses Verhältniss an Menopoma, dessen untere Bögen er untersuchte (Nr. 118 S. 414), nicht; es bietet aber dieses gleichzeitige Vorkommen von Rippen und unteren Bögen an denselben Wirbeln den klarsten Beweis gegen die Lehre Gegenbaur's von der Identität beider Skelettheile. Die Rippenfortsätze der Amphibien entspringen übrigens stets, auch wo sie doppelt vorkommen, von den oberen Bögen; wenn aber schon in Folge der Verschiebung der Wirbelbogenbasen die Wurzel wenigstens des unteren Fortsatzes an die Seite des fertigen Wirbelkörpers zu liegen kommt und daher irrigerweise überhaupt nicht mehr auf die Wirbelbogenbasis bezogen wird, so dienen die früher erwähnten, ganz unregelmässig verknöchernden Bindegewebsbrücken zwischen verschiedenen Wirbeltheilen dazu, Zahl und Lage der eigentlichen Quer- und Rippenfortsätze am ausgebildeten Thiere völlig in Zweifel zu stellen, bis die Entwickelungsgeschichte die Entscheidung bringt. Doch glaube ich, dass, wenn man dieses Verhältniss im allgemeinen richtig erkannt hat, die ausführliche Deutung an jeder Species und jedem auffallenden Wirbel (vgl. Stannius Nr. 80 II. S. 13) kein sonderliches Interesse hat. — Gegenüber der Gegenbaur'schen Theorie steht also für die Amphibien fest, 1. dass ihre unteren Bögen den oberen homotyp, beide aber den Rippen nicht gleichwerthig sind; 2. dass diese letzteren nicht selbstständige Bildungen darstellen, sondern in continuo mit den Querfortsätzen

aus den oberen Bögen hervorwachsen und sich erst später abgliedern, daher neben unteren Bögen bestehen können.

Diese Zustände der Amphibienwirbel lassen sich im allgemeinen auch an den übrigen Wirbelthieren nachweisen, sobald man ihre Entwickelung berücksichtigt. — Die Amnioten finde ich darin von den Amphibien am wenigsten abweichend, indem ihre unteren Bögen auf die Schwanzregion beschränkt und die Rippenfortsätze, d. h. die gemeinsamen Anlagen der Querfortsätze und Rippen, seitliche Auswüchse der oberen Bögen sind. Dieses letztere Verhältniss habe ich besonders deutlich im Schwanze von Schafsembryonen gesehen, wo die Rippenfortsätze von der Wirbelbogenbasis zur Seite verlaufen und die Stammuskeln in zwei sehr symmetrische Hälften theilen; da diese Schwanzmuskeln aber sehr klein sind, reicht die untere Hälfte nur bis zur Bauchfläche der Wirbelkörper, gibt also zur Bildung unterer Bögen, wenigstens hinter den allerersten Wirbeln, keine Veranlassung. Dies geschieht erst bei den Thieren, deren Schwanzmuskulatur mächtiger entwickelt ist, z. B. bei den Reptilien; und beim Chamaeleon habe ich ferner ein Seitenstück zu der Schwanzwirbelsäule der Urodelen gefunden, indem an den vorderen, mit unteren Bögen (untere Dornfortsätze aut.) versehenen Wirbeln jener Gegend den langen Querfortsätzen gesonderte und artikulirende knöcherne Rippen angefügt sind, welche allerdings bei ihrer ausserordentlich geringen Grösse von ca. 0.5 Mm. mit den Muskeln leicht unbemerkt von den Querfortsätzen abgerissen werden können. Ich mache auf diese Thatsache deshalb aufmerksam, weil Gegenbaur das Fehlen solcher Rippen bei anderen Reptilien (Krokodile) zu Gunsten seiner Ansicht anzieht, dass nämlich die Rippen in den unteren Bögen zu suchen seien (Nr. 118 S. 414, Nr. 89 S. 620—621). Uebrigens steht gar nicht die Frage zur Entscheidung, ob solche kontinuirliche seitliche Wirbelfortsätze Querfortsätze oder Rippen seien, sondern es sind eben gemeinsame Anlagen für beides, welche entweder in ihrem indifferenten Zustande bleiben oder ihre Gliederung nachträglich verlieren. Sehr anschaulich offenbart sich dies an den Schwanzwirbeln des Schnabelthieres, deren breite aber spitz auslaufende Rippenfortsätze theils kontinuirlich erscheinen, theils bei der gleichen Gestalt eine Naht zeigen, welche die Spitze vom übrigen Körper trennt. Dieselbe Bedeutung wie die kaudalen Rippenfortsätze haben alle übrigen seitlichen Wirbelfortsätze, von denen keine Rippen sich abgegliedert haben, während Querfortsätze nach der von mir vorgeschlagenen Terminologie nur die bei der Abgliederung von Rippen am Wirbel zurückbleibenden Wurzelstücke genannt

werden sollten. Dass aber mit dieser Definition die Schwierigkeiten bei der anatomischen Deutung im einzelnen Falle nicht gehoben sind, wird sich aus dem folgenden ergeben. Die Wirbelfortsätze der Vögel und Säuger (Huhn, Wasserhuhn, Schaf, Maulwurf) stimmen in ihrer Entwickelung im allgemeinen mit denen der Salamandrinen überein, d. h. im vorderen Rumpftheile (Hals) sind die Rippenfortsätze doppelt und mit ihren lateralen Enden verschmolzen, im mittleren Rumpftheile (Brust) verkümmert der obere Fortsatz gegenüber dem unteren zu einer blossen Stütze des letzteren, um in der Lendengegend und im Schwanze ganz zu verschwinden. Indem jedoch bei jenen Amnioten die Massenentwickelung der Stammuskeln je nach der Körperregion stärker wechselt, dieselben nämlich im Halse und in der Lendengegend nur wenig seitwärts, in der Brustgegend dagegen bis an die Bauchseite sich ausbreiten (Mm. intercostales), tritt ein entsprechender Unterschied auch an den davon abhängigen Wirbelfortsätzen deutlich hervor. Die doppelten Rippenfortsätze des Halses sind daher so kurz, dass sie durch ihre Verbindung annähernd einen Ring bilden, dessen Oeffnung natürlich entgegen dem gleichen Namen nicht dem Foramen transversarium der Amphibien, sondern nur deren unansehnlichen und desshalb unbeachteten Lücke zwischen den doppelten Rippenwurzeln entspricht*; die verschmolzenen Enden sind oft nur durch zwei Spitzen am äusseren Umfange jenes Ringes angedeutet. Im Uebergange zur Brustregion verlängert sich bekanntlich an den letzten Halswirbeln der untere Fortsatz und gliedert sich zu einer Halsrippe ab, sodass das gegen den oberen Fortsatz gerichtete Verbindungsstück als das Tuberculum der folgenden Brustrippen, jener als das Homologon der bisher sogenannten Querfortsätze erscheint. Diese Homologien sind gewiss richtig, nicht aber die letzte Bezeichnung; denn jene „Querfortsätze" entwickeln sich durchaus selbstständig und gliedern keinen Theil ab, welcher etwa mit der unteren Rippe verschmölze, sind also wahre Rippenfortsätze und folglich homolog den Rippen nebst deren eigentlichen Querfortsätzen, an denen ihr Capitulum artikulirt. Die vertebralen Enden der Brustrippen sitzen nämlich im Embryo ebenfalls auf kleinen Vorsprüngen (Querfortsätze) an der Seite des Wirbelkörpers, welche erst in Folge der Verschiebung der Rippenenden an die Wirbelgrenzen sich zurückbilden. Die Tubercula dieser Rippen sehe ich aber als spätere Anpassungen an den von

* Gegenbaur identificirt daher mit Unrecht beide Oeffnungen (Nr. 89 S. 621).

oben heranwachsenden Rippenfortsatz entstehen. Bei dieser Sachlage dürfen natürlich die Wurzeln dieser Rippen nicht mit den gabeligen Vertebralenden der Doppelrippen bei den Urodelen verglichen werden: der obere Schenkel der letzteren gehört, wie ich zeigte, zu einer zweiten Rippe, welche mit der unteren verschmilzt, das Tuberculum der ersteren ist dagegen bloss eine sekundäre Bildung einer einfachen Rippe. Es entsprechen also die Wirbelfortsätze der Vögel und Säuger, da an ihnen obere Rippen gewöhnlich nicht zur Abgliederung kommen, den Wirbelfortsätzen der Urodelen nur in der Anlage, nicht in der späteren Umbildung. Doch dürften Doppelrippen in der vordersten Halsgegend jener Amnioten nicht ganz ausgeschlossen sein; denn am Epistropheus des Schnabelthiers finde ich eine sehr breite, nicht ganz kurze Rippe, welche mit zwei ganz gleichen dünneren Schenkeln an zwei ebenfalls gleichen Querfortsätzen durch Naht befestigt ist, sodass dieses Aussehen viel mehr für eine Doppelrippe als dafür spricht, dass der horizontale obere Schenkel ein eigenthümlich gebildetes Tuberculum sei. — Die lumbalen „Querfortsätze" sind nach meinen Untersuchungen untere Rippenfortsätze, während die oberen in den „accessorischen Querfortsätzen" zu suchen sind. Wo sich Rippen in der Lendengegend abgliedern, erscheinen die in der Brustgegend verschwundenen Querfortsätze vollkommen entwickelt, sodass zum Unterschiede von der letzteren Region die Rippenenden ebenso wie am Halse vom Wirbelkörper entfernt sind. Es verlieren daher die Rippen beim Uebergange aus der Brust- in die Lendengegend nicht, wie Gegenbaur meint (Nr. 89 S. 621), ihre unteren Schenkel (Rippenhals), sondern gerade der Höcker fehlt in Folge der Verkümmerung des oberen Rippenfortsatzes.

Für die Reptilien fehlen mir eigene embryologische Untersuchungen; wenn ich aber die Angabe Rathke's (Nr. 47 S. 129), dass die Rippen der Vögel und Säuger zum sogenannten Querfortsatze (oberer Rippenfortsatz) gehören, also ihr Hals mit dem Köpfchen eine nachträgliche Bildung sei, als irrthümlich bezeichnen kann, so dürfte die gleiche Angabe für die Krokodile wenig Vertrauen verdienen (Nr. 119 S. 58). Daher werden die Reptilien wahrscheinlich keine Ausnahme von den übrigen Amnioten machen.

Etwas andere Ergebnisse als bei den bisher genannten Wirbelthieren lieferte mir die embryologische Untersuchung einiger Haie (Acanthias, Scyllium). Ihre kaudalen unteren Bögen besitzen ebenso breite Basen an der äusseren Chordascheide wie die oberen Bögen, gleichen ihnen daher vollständig. Ausserdem zeigen sie aber dicht unter ihrer Wurzel jederseits einen median-

wärts gerichteten kurzen Fortsatz, welche beide durch eine bindegewebige Brücke verbunden sind und so den Kaudalkanal in eine kleinere obere und eine grössere untere Abtheilung scheiden. Beim Uebergange vom Schwanze zum Rumpfe verlieren sich die unteren Bögen bis auf die breiten Basen, welche im ganzen Rumpfe als die „unteren Wirbelstücke" der älteren Embryolagen vorhanden sind. Statt der unteren Fortsetzung zeigen diese Basalstücke seitliche Auswüchse, welche anfangs als kontinuirliche Knorpelstäbe zwischen die beiden Hälften der Stammmuskeln bis an deren Aussenseite sich erstrecken, also nach Ursprung und Lagebeziehungen den Rippenfortsätzen der Amphibien und Amnioten entsprechen. Denn der Unterschied, dass sie nicht aus den oberen, sondern aus den unteren Bögen entspringen, ist durch die tiefe Lage der horizontalen Muskeltheilung bedingt und verlangt allenfalls sie den Rippenfortsätzen anderer Thiere nicht einfach homolog, sondern homotyp zu bezeichnen. Später gliedern sie sich in kurze Querfortsätze und Rippen, welche jedoch im ausgebildeten Thiere an Länge und Stärke verlieren. Mit diesen Befunden erledigt sich die irrige Ansicht GEGENBAUR's von dem Uebergange auch der Salachierrippen in untere Bögen (Nr. 118 S. 409—410. 417, Nr. 89 S. 618). Seine Vergleiche am blossen Skelete lassen aber gar nicht errathen, welche Lagebeziehungen zu den Muskeln die Wirbelanhänge der von ihm untersuchten Genoiden haben (Nr. 118 S. 410. 413), ob die letzteren also sich den Salachiern anschliessen oder den Teleostiern, den letzten hier zu betrachtenden Thieren. Hinsichtlich dieser hat GEGENBAUR in der Sache insofern Recht, als die Stücke, welche er Rippen nennt, thatsächlich abgegliederte untere Bögen sind. Die Stammmuskeln der Teleostier reichen nämlich im Rumpfe gerade so wie im Schwanze bis zur Bauchseite hinab, sodass die Bogenbildung dieselben Anpassungsbedingungen auch unter der Wirbelsäule findet. Desshalb verdienen aber natürlich jene „Rippen" ihren Namen gerade nicht; sowenig als die Bezeichnung „untere Querfortsätze" für die kurzen Fortsätze passt, welche nach innen von ihnen häufig schon im Rumpfe und ferner im Schwanze einen Kanal für die Hauptgefässtämme bilden (STANNIUS Nr. 80 I S. 27, GEGENBAUR Nr. 89 S. 603. 605). Zunächst scheinen diese Fortsätze ohne Vorbild zu sein; doch enthält die von mir angegebene quere Theilung des Kaudalkanals der Salachier einen beachtenswerthen Fingerzeig. Ohne eine ausreichende Erklärung geben zu wollen, halte ich es doch nicht für unmöglich, dass jene ventralen Fortsätze der Teleostierwirbel die mit medialen Auswüchsen versehenen Wurzelstücke der unteren Bögen darstellen, welche ich von den Salachiern

beschrieb, und dass von jenen Wurzelstücken die übrigen grösseren Bogentheile sich abgliedern. Wie dem auch sei, das wichtigere Ergebniss bleibt, dass diejenigen Wirbelanhänge, welche man bisher allein als den Teleostierwirbeln zugehörig betrachtete, bloss dem oberen und unteren Bogensystem angehören, also wirkliche Rippen nicht enthalten. Fehlen nun solche den Teleostiern thatsächlich? Zwischen den Hälften der Stammuskeln liegen regelmässig lange Knochenstücke, welche mit ihren medialen Enden an die Wirbelbogenbasen oder die Bögen selbst sich anfügen; sie wurden früher als obere oder äussere Rippen, in neuerer Zeit aber als rein accessorische Skelettheile bezeichnet (Nr. 89 S. 622). Nach allem, was ich über die Entwickelung der echten Rippen gesagt, scheinen mir jene „Fleischgräten“ die einzigen wirklichen Rippen der Teleostier zu sein, deren Bedeutung nur desshalb verkannt wurde, weil man sich die wesentlichen Merkmale der Rippen überhaupt nicht klar gemacht hatte. Jedenfalls liegt weder in ihrer nicht seltenen Befestigung an den unteren Bögen, noch in ihrer Spaltung oder Verdoppelung ein Hinderniss für jene vorläufige Annahme, da sowohl Rippenfortsätze aus beiderlei Bögen hervorwachsen, als auch ihre Querfortsätze verkümmern können.

Dass das Stammskelet des Kopfes demjenigen des Rumpfes homolog sei, hat man in der Schädelwirbeltheorie angenommen, bevor eine einzige bezügliche embryologische Thatsache bekannt war. Daher findet sich denn z. B. bei Vogt die entschiedene Behauptung, dass der ganze quere Schädelumfang (Schädelbasis, Schädeldach) einem vollständigen Wirbel mit Körper und Bogen entspreche, während der vorsichtige Rathke nicht einmal über die ersten Entwickelungsstufen der Schädelbasis sich bestimmt auszusprechen wagt (Nr. 21 S. 6). Wie ich zeigte, ist bloss die zwischen den grossen Ohrbläschen befindliche Schädelbasis mit den aus ihren verbreiterten Enden hervorgewachsenen zwei Ringen als Kopftheil der Wirbelsäule zu betrachten, wenngleich abweichende Formbedingungen von Anfang an ihn vom Rumpftheile in nicht geringem Masse unterschieden sein lassen. Der unpaare Axentheil, die Wirbelsaite mit ihrer äusseren Scheide, sowie der Ursprung der sich ihm anschliessenden Seitentheile sind in beiden Regionen die gleichen, sodass die Lehre vom „häutigen Primordialkranium“ nicht mehr Boden hat als diejenige von den häutigen

Wirbeln. Dagegen verschwinden die segmentalen Muskelplatten, welche die Gliederung des Stammskelets im Rumpfe bedingen, im Kopfe kurz vor der Entwickelung des Schädels zum grössten Theile, und desshalb bilden die Homologa der oberen Wirbelbögen im Kopfe, die Seitenplatten der Schädelbasis, jederseits vom Axentheile eine kontinuirliche, ungegliederte Anlage, an der jede Andeutung von der Zahl und den Grenzen der zu Grunde liegenden Segmente fehlt. Für die Frage nach der Gliederung des Kopfes ist daher seine Stammskeletbildung von gar keiner Bedeutung; die Entscheidung ruht wie in allen Körperregionen in den primär-morphologischen Segmenten und ihren Erzeugnissen, deren Uebersicht einem späteren Abschnitte vorbehalten ist. — Den Lagewechsel der Wirbelsaite in der hinteren Schädelbasis hat Gegenbaur nicht richtig geschildert; sie verläuft nicht in dem hinteren Abschnitte mitten durch Knorpel, um erst vorn an seine Oberfläche herauszutreten und dort in einer Rinne zu enden, sondern ist hinten vom Knorpel ventralwärts niemals überzogen, und wenn sie ihn darauf nach vorn vollständig durchsetzt, also in eine oberflächliche Rinne zu liegen kommt, so bleibt doch die eigentliche Spitze stets im Knorpel eingeschlossen, wo sie zu einer senkrechten Platte umgebildet wird. Doch möchte ich diesen Einzelheiten keine besondere Bedeutung beilegen.

Was den histiologischen Entwickelungsprocess der Knorpelbildung betrifft, so ist in letzter Zeit die Kölliker'sche Ansicht zur herrschenden geworden, dass die Knorpelzellen nur Umbildungen von Embryonalzellen seien (vgl. Stricker, Handbuch der Lehre von den Geweben I S. 80); und der Satz: „Von freier Zellenbildung kommt in Knorpeln nichts vor" (Kölliker Nr. 78 I S. 351) gilt jetzt wohl als selbstverständlich. Und doch ist er grundfalsch, wie überhaupt die ganze allgemeine Auffassung, dass die histiologisch ausgebildeten Zellen stets direkte Nachkommen der Embryonalzellen seien. In der gewissermassen schon von Schwann herrührenden Erkenntniss, dass der Knorpel erst aus den Trümmern der Embryonalzellen hervorgehe, übertreffen Vogt, Prévost und Cramer Kölliker ganz entschieden, wenn ich auch mit ihren weiteren Darstellungen nicht übereinstimmen kann; und zur Erklärung des auffallenden Widerspruchs muss man annehmen, dass Kölliker's Untersuchung sich auf jene allererste Knorpelbildung um die Chordaspitze herum beschränkt habe, welche für sich allein betrachtet allerdings den Schein eines unmittelbaren

Uebergangs der Embryonalzellen hervorruft. Ich habe die wesentliche Uebereinstimmung dieser Knorpelbildung mit derjenigen, welche ich in der überwiegenden Anzahl der Fälle beobachtet habe (Wirbelbögen, äussere Chordascheide, vordere Schädelbasis, Chordaknorpel, gewisse Theile des Brustbeins) bereits in der Beschreibung nachzuweisen gesucht. Daher erinnere ich hier nur daran, dass auch im ersten Falle ganz offenbar nur die centralen Theile der Embryonalzellen sich in die Knorpelzellen verwandeln, die Rindenschicht aber, und nicht irgend welche „Ausscheidungen" der intakten Zellen, die Bildung der Kapseln und theilweise wohl auch der Interkapsularsubstanz besorgen. Dass dabei die Grenzen der früheren Embryonalzellen längere Zeit erhalten bleiben, kann gegenüber der viel klareren Knorpelentwickelung an anderen Stellen gar nicht ins Gewicht fallen, weil darnach jene Konservirung durchaus nicht nothwendig, also als mehr zufällige, lokale Besonderheit erscheint. Der Knorpel gehört daher unzweifelhaft zu den Geweben, welche aus sekundärer Zellenbildung hervorgehen, und zwar bietet er gerade in den meisten Fällen die deutlichsten Bilder der Zellenbildung aus homogener Grundsubstanz um freie Kerne herum.

VIII. Die Segmente des Rumpfes.

Historische Uebersicht der bisherigen Untersuchungen.

Da die Segmente des Rumpfes, wie aus den früheren Beschreibungen hervorgegangen sein wird, mit Ausnahme der Oberhaut, des Rückenmarks und der Wirbelsaite die ganze übrige Masse des Rückentheils und ebenso das Innere der Leibeswand zwischen der Oberhaut und dem Epithel des Bauchfells (Parietalblatt) bilden, so erhellt, dass dieses Kapitel die Entwickelungsgeschichte der Muskeln, der Nerven, des Bindegewebes im weitesten Sinne (Zwischengewebe, Häute) und der Gefässe umfassen wird. Da aber die volle Bedeutung der Segmente bisher unerkannt blieb, so kann ich auch in der folgenden Uebersicht der betreffenden Literatur keine zusammenhängende Beschreibung jener mannigfaltigen Leistungen der Rumpfsegmente vorführen, sondern nur mehr einzelne Darstellungen über die Entwickelung dieses oder jenes Gewebes, deren Erforschung in neuerer Zeit gerade von Seiten der speciellen Histiologie angeregt und gefördert wird. Dieser Umstand erklärt es aber auch, warum die Literatur für diesen Abschnitt ganz besonders reich, d. h. in viele kleinere und grössere Abhandlungen vertheilt ist, sodass ich fürchten muss, dass die eine oder andere gelegentliche Bemerkung über die Histiogenese der Batrachierlarven mir entgangen sein wird.

Rusconi machte die ersten Angaben über die Entwickelung der Aorta. Sie entstehe zugleich mit dem Gehirn an noch schwanzlosen Embryonen und sei alsdann „immédiatement au-dessous et presque collée à l'axe cerebro-spinal". Sie besitze anfangs dicke, undurchsichtige Wände und zwei Näthe oben und unten, sodass sie aus zwei Blättern entstanden sein müsse. Vorn geht sie

zuerst rechtwinkelig, später unter stumpfem Winkel in zwei Aeste auseinander, woraus RUSCONI folgert, dass sie sich rückwärts verschiebe (Nr. 6. S. 47. 48).

BAUMGÄRTNER beobachtete zuerst die Bildung des Blutes und der Gefässe in den Schwänzen von Froschlarven. Bevor eine Blutbewegung in denselben sichtbar geworden war, sah er „aus Dotterkügelchen bestehende kugelichte Massen" in der Art reihenweise aneinander gelagert, dass dadurch auf- und absteigende Bögen gebildet wurden. In diesen Bahnen oder eben den Gefässanlagen beginnen alsdann jene runden Körperchen oder die embryonalen Blutkügelchen sich zu bewegen, wobei sie durch allmählichen Schwund der undurchsichtigen Dotterkügelchen sich aufhellen und endlich einen runden Kern erhalten (Nr. 12 S. 43. 45. 46). Nachdem BAUMGÄRTNER die Blutbildung in den Kröten- und Tritonenlarven im wesentlichen ebenso beschrieben (S. 49. 50. 58—60), sagt er: „Hieraus erhellt, dass der Schwanz der Salamanderlarve nicht blos der Form nach aus den ursprünglichen Dotterkügelchen geschaffen werde, sondern dass auch die materielle Umbildung ohne Hülfe von Blut, das von dem Herzen aus hergetrieben wird, geschehen könne."

Nach SCHULTZ erscheinen die ersten erkennbaren Blutkörperchen als Häufchen von Dotterkügelchen, „die, von einer eigenen blasenartigen Haut eingeschlossen, in ihrer Mitte eine Luftblase eingeschlossen enthalten und daher ganz hohl erscheinen, während die Dotterkügelchen bloss an der inneren Wand der Blase ankleben" (Nr. 18 S. 30. 31). Allmählich nimmt die Zahl der Dotterkügelchen ab und wird die Blasenform des ganzen Körperchens dadurch klarer, welche endlich sich länglich auszieht und abplattet. „Immer haben die plattwerdenden Bläschen noch anfangs zwei und mehrere grössere Dotterkörnchen, zuweilen noch ganze Haufen kleinere. Aus diesen bilden sich die Kerne entweder, indem mehrere kleine in einen grösseren körnigen Kern zusammenschmelzen, oder indem einer von den grösseren allein übrig bleibt und die kleineren nach und nach schwinden" (S. 32).

SCHWANN beschreibt Nervenanlagen aus dem Schwanze von Froschlarven als schmale blasse Fasern, welche sich vielfach verzweigten und an den Theilungsstellen etwas angeschwollen wären, zuweilen Kerne enthielten. Diese Anschwellungen hält SCHWANN für die ursprünglichen Zellen, aus denen die Nerven hervorgehen, die feinen Zweige aber für die Fortsätze jener Zellen. Die weisse Nervenmasse sah SCHWANN von den Centraltheilen aus gegen die Peripherie sich entwickeln (Nr. 77 S. 177—179). Unter den Kapillargefässen des Froschschwanzes, deren Kerne SCHWANN auf die zusammensetzenden Zellen

bezieht, fand er netzförmige Verbindungen, deren Knotenpunkte ansehnlich erweitert, die Verbindungen derselben aber bis zur Feinheit von Zellenfortsätzen verdünnt waren; auch gingen frei endigende feine Ausläufer von jenen Erweiterungen aus. Diese Bilder deutet SCHWANN in der Weise, dass jene Knotenpunkte ursprünglich Zellen gewesen seien, deren Fortsätze sich theilweise mit einander verbunden hätten, theilweise noch solche Verbindungen mit den freien sternförmigen Zellen des umgebenden Gewebes suchten; nach Vollendung der Verbindung würden weiterhin die Zellen und ihre Fortsätze in cylindrische Hohlräume, eben die Kapillaren verwandelt (S. 183—187).

REICHERT konnte die Bildung von Kapillargefässen durch eine Vereinigung verästelter Zellen nicht bestätigen, glaubte aber die Lehre v. BAER's, wonach im Hühnerembryo das Blut sich früher bilde als die Gefässe und durch seine Bewegung die ursprünglichen wandungslosen Blutbahnen in den Geweben gleichsam ausgrabe (Nr. 8 II S. 126. 127), auch auf den Batrachierembryo übertragen zu können (Nr. 22 S. 22. 23. 73. 74). Ueber die Muskelbildung finde ich bei REICHERT nur eine bestimmte Angabe, nämlich hinsichtlich der geraden Bauchmuskeln. „Es wachsen hier zuerst von der Beckengegend und später auch vom Schultergürtel aus die primitiven Muskelbündel einander auf beiden Seiten der Mittellinie entgegen, bis sie sich erreichen und vereinigen" (Nr. 22. S. 70).

Auch nach VOGT erschienen die Blutgefässe anfangs „eher wie in den Zellenmassen ausgehöhlte Rinnen und Kanäle denn als selbstständige Gebilde" (Nr. 26 S. 70). Doch ist er der Ansicht, „dass die Bildung aller Blutgefässe, Kapillaren wie Stämme, nach demselben Typus vor sich geht, und dass diese Bildung weder von Ramification von Zellen, noch von der mechanischen Gewalt des Herzens, sondern von dem selbstständigen Zellenleben abhängt und von dem Vermögen der Zellen, durch nach einer bestimmten Richtung vorgezeichnete Gruppirungen an dem einen Orte Anhäufungen an dem andern leere Räume hervorzubringen. Die Gefässe sind nicht verzweigte Zellen, sondern zwischen den Zellen verzweigte Räume und bilden sich durch Auseinanderweichen der Zellen ganz ebenso wie die meisten Canäle des Körpers, namentlich alle Drüsenausführungsgänge und Drüsencanäle" (S. 78. 79).

PLATNER versichert auf das bestimmteste, dass aus den sternförmigen Zellen des Froschlarvenschwanzes sich niemals Kapillargefässe bilden, und dass jedes neue Gefäss eine Fortsetzung bereits vorhandener sei. Die Kapillargefässe enden anfangs stumpf, besitzen aber an diesen Enden je einen feinen soliden

Ausläufer, welcher sich mit einem benachbarten Ausläufer bogenförmig verbindet. Da in solchen erst nachträglich ausgehöhlten Schlingen Zellen wie Zellenkerne vermisst würden, müssten die Kerne der fertigen Kapillargefässwände spätere Bildungen sein.

Prévost und Lebert haben sowohl bemerkt, dass einige Zellen der Haut sternförmig auswachsend sich darauf netzförmig verbinden, als auch, dass die Elemente der Wirbelplatten (Segmente) verlängerte Embryonalzellen seien, von denen je 3—4 zu breiten Fasern verschmelzen, in welchen endlich die quergestreiften Muskelelemente entständen (Nr. 30 S. 201—203. 224).

Alle Beobachtungen über die Entwickelung des Bindegewebes, der Muskeln, Nerven und Gefässe der Froschlarven, welche Remak zuerst in verschiedenen Aufsätzen mittheilte, hat er in seinem Hauptwerke vollständig wiederholt, sodass ich es zweckmässig finde, die Citate dem letzteren allein zu entlehnen. Was das Bindegewebe betrifft, so hat Remak vorherrschend die Unterhaut des Schwanzes untersucht. Die anfangs dicht zusammenliegenden Zellen dieser dünnen Schicht weichen allmählich auseinander und erzeugen so helle Zwischenräume zwischen sich; zugleich erscheinen sie sternförmig und die Zwischenräume von einem ungemein feinen und zierlichen Netze ihrer mit einander verbundenen Ausläufer durchzogen. Die gallertige Zwischensubstanz reicht nach aussen über jene Zellen hinaus und verdichtet sich unter der Oberhaut zu einer festen glashellen Membran. Dann folgen die weichen, gleichfalls sternförmigen Pigmentzellen und endlich kleine farblose Sternzellen, „welche bei fortschreitender Entwickelung in dem Masse an Umfang abnehmen, als die von ihnen ausgehenden Fasernetze an Ausbildung gewinnen. Bei grösseren Larven sieht man an beiden Flächen des unverletzten Schwanzes ein solches Fasernetz, das schon durch seine Zierlichkeit und Feinheit die Aufmerksamkeit hätte fesseln sollen. Vielleicht haben es andere Beobachter gesehen und für eine Zellenschicht gehalten, eine Täuschung, welche bei der Regelmässigkeit der kaum $^1/_{400}$ L. messenden Maschenräume leicht entstehen kann. Die Fasernetze der beiden Schwanzflächen stehen durch Fasern mit einander in Verbindung, welche, von den Winkeln der Maschenräume ausgehend die Dicke des Schwanzes durchsetzen und offenbar die Festigkeit desselben bedingen.“ Diese Fasern vergleicht Remak mit den Henle'schen Kernfasern des ausgebildeten Bindegewebes und findet die Zellen jener Netze an reifen Larven fast unkenntlich. „Da der Schwanz der Larve schwindet, so ist begreiflicherweise nicht die Rede davon, den Uebergang dieses embryonischen, gallertigen, von

Sternzellen und Fasernetzen durchsetzten Unterhautbindegewebes in bleibendes, unterhäutiges Bindegewebe zu verfolgen." Die Unterhaut des Bauches sah Remak als eine glashelle Membran, welche wahrscheinlich aus einer Verschmelzung von Zellen hervorgegangen sei und später Quer- und Längsstreifen zeige als Andeutung sich kreuzender Bindegewebsbündel. Unter dieser Cutis befinde sich „eine dicke Schicht embryonischen Bindegewebes, welche in ihrem Bau mit der Unterhaut des Schwanzes übereinkommt." Welche dieser Elemente das definitive Bindegewebe erzeugen, konnte Remak nicht feststellen. „Sicher ist nur, dass das gallertige, von Sternzellen durchwebte Bindegewebe an den meisten Stellen des Körpers schwindet und die mit Flüssigkeit erfüllten Räume zurücklässt, welche bis zu Jos. Meyer's Untersuchungen als Lymphräume gedeutet worden sind" (Nr. 40 S. 152. 153). — Wie schon erwähnt hält Remak die Urwirbel bloss für die Anlagen der Wirbelmuskeln. „Sie bestehen aus kernhaltigen mit Keimkörnern erfüllten Zellen, die sich verlängern und nach Theilung des Kernes in querer Richtung auch in der Längsrichtung theilen. Die Kerne vermehren sich alsdann in den verlängerten Zellen durch fortschreitende Theilung und bilden am inneren Rande der cylindrischen Zelle eine von feinen Körnchen umgebene Reihe, während die gröbere Körnermasse den andern nach aussen zugewendeten Theil der Zelle einnimmt. An der Oberfläche dieses äusseren Theils der Zelle erscheint zuerst, und zwar sobald die Larve innerhalb der Eihaut die ersten Krümmungen zeigt, eine dünne helle homogene quergestreifte Schicht von Muskelsubstanz, wie es scheint an der Innenfläche der Zellenmembran abgelagert." „Die so quergestreifte helle Substanz verdickt sich auf Kosten der Keimkörnerschicht und gelangt so bis zum anderen von den Kernen eingenommenen Rande der verlängerten Muskelzelle, welche nunmehr ein vollständig quergestreiftes sogenanntes Muskelprimitivbündel darstellt. An dem letzteren erscheint alsdann ausser der primitiven Reihe noch eine von neuen Kernreihen besetzte dünne glashelle Scheide, von welcher ich nicht anzugeben vermag, ob sie die verdickte Zellenmembran oder ein bindegewebiges Neugebilde sei." Die Spinalganglien bemerkte Remak erst später und vermuthet wegen ihrer Kleinheit, dass dieselben aus einer oder einigen wenigen Embryonalzellen hervorgehen, die sich durch Theilung vermehren. Da die fadenförmigen Anlagen der Hautnerven des Schwanzes sich immer als Fortsätze der Spinalganglien erwiesen, so sei eine Zurückführung derselben auf Embryonalzellen nicht gelungen. „Ein solcher Faden ist nicht die Anlage einer Nervenfaser allein, sondern auch der

kernhaltigen Scheide: überdies enthält er häufig die Anlage mehrerer Nervenfasern. Kölliker's Behauptung von dem Zusammenhange dieser Fäden mit den sternförmigen Zellen der Bindegewebeschicht konnte ich nicht bestätigen" (S. 154). — Ueber die Bildung der Aorta sagt Remak: „Es ist das einzige Gefäss, von welchem sich mit Sicherheit behaupten lässt, dass dessen Anlage zugleich auch eine grosse Anzahl Blutzellen liefert." Doch hält Remak es auch von den übrigen primitiven Gefässanlagen für wahrscheinlich, dass sie „aus ihrer Axe Blutzellen bilden, während die Rindenzellen sich in die Gefässwände umwandeln" (S. 156). Daraus erhellt, dass Remak bei seiner früheren Ansicht blieb, wonach die primitiven Hauptgefässe aus soliden cylindrischen Zellenmassen hervorgehen (vgl. Nr. 36. S. 56). „Die secundären Gefässe entstehen, wie schon Platner im Schwanze gesehen, als fadenförmige Ausläufer der Gefässwände, die allmälig sich verdicken und in Kanäle umwandeln." Diese lieferten keine neuen Blutzellen (S. 156).

In seiner mikroskopischen Anatomie unterscheidet Kölliker zwei Arten der Bildung von Blutgefässen. Die erste betrifft alle grösseren Gefässe (Nr. 78 II S. 545. 552. 554); sie erscheinen zuerst als solide aus Zellen zusammengesetzte Cylinder, „die durch Verflüssigung ihres Innern und Umwandlung ihrer centralen Zellen in Blutkügelchen Höhlungen bekommen", welche unter einander zu einer vollständigen Blutbahn verschmolzen. Nach einiger Zeit verwandeln sich die peripherischen Zellen, welche die Wände der Schläuche bilden, in die Fasergewebe und Häute der fertigen Gefässe, wobei ihre Vermehrung theils durch Theilung, theils durch Anlagerung neuer Zellen aus dem umliegenden Gewebe geschieht. Diese Auffassung über die Bildung der nicht kapillären Gefässe hat Kölliker auch in seiner Gewebelehre aufrecht erhalten (Nr. 79 S. 632). Was die Entwickelung der Kapillaren betrifft, so schloss sich Kölliker ursprünglich der Schwann'schen Darstellung an, wobei er neben der Verschmelzung sternförmiger Zellen auch eine solche von rundlichen und spindelförmigen in gerader Linie hintereinander erwähnte (Nr. 32 S. 3, Nr. 78 S. 546—548. 553. 554). Neuerdings aber hat Kölliker mit Rücksicht darauf, dass auch an den Froschlarven „die Zusammensetzung der Kapillarwand aus getrennten platten Zellen durch Höllenstein sich nachweisen lässt" (Nr. 79 S. 632), seine frühere Darstellung der Entwickelung der Kapillargefässe in einem wesentlichen Punkte ändern zu müssen geglaubt (S. 633—655). Auch jetzt geht er zwar davon aus, dass die ersten Anlagen der Kapillargefässe im Schwanze der Batrachierlarven solide Verbindungsbögen zwischen den schon

bestehenden grösseren Gefässen seien, welche in der Weise entständen, dass die letzteren „an bestimmten Stellen scheinbar solide Sprossen treiben, welche dann theils unter einander sich verbinden, theils — und diess scheint um diese Zeit die Regel zu sein — je zu zwei mit spindelförmigen, in der Bindesubstanz der Schwanzsäume befindlichen Zellen zusammenfliessen. Einmal gebildet, werden nun diese Anastomosen nach und nach von den schon für das Blut wegsamen Gefässen aus hohl, nehmen erst nur Blutplasma, bald auch Blutzellen auf und dann sind die neuen Gefässe fertig." Erst solche Kapillargefässe verbinden sich auch mit sternförmigen Zellen oder auch untereinander „ohne Vermittelung selbstständiger Zellen, einfach durch das Verschmelzen zweier Gefässausläufer." Diese Bildungsweise der Kapillargefässe sei früher so gedeutet worden, „dass man annahm, die Capillaren seien Intracellulargänge, d. h. durch Verschmelzung von Zellenhöhlungen entstandene Räume und bildeten sich auch als solche weiter. Da nun aber, wie ich es gefunden, auch die Capillaren im Schwanze der Froschlarven Intercellulargänge sind, und ihre Wandungen aus nicht verschmolzenen Zellen bestehen, ist diese Auffassung nicht mehr möglich und können die Gefässe, wie sie von Hause aus Intercellulargänge sind, auch nur als solche sich weiter bilden. Die Art und Weise, wie dies geschieht, ist jedoch erst noch zu ermitteln." Diese Lücke in den Beobachtungen hat Kölliker durch eine Hypothese auszufüllen gesucht, wonach einmal die scheinbar ungesonderten soliden Ausläufer aus platten, aneinandergelagerten Zellentheilen beständen, welche später zur Bildung der Gefässwandung auseinanderweichen, während die neu hinzukommenden Zellen, ähnlich abgeplattet und gebogen, gleichfalls intakt in die Zusammensetzung der Wand des sich neu bildenden Gefässes eingehen. — Die neuesten Angaben Kölliker's über die Entwickelung der Lymphgefässe sind im wesentlichen nur eine Wiederholung seiner früheren bezüglichen Mittheilungen (Nr. 32 S. 3, Nr. 78 II S. 548. 555, Nr. 79 S. 599. 636). „Die Capillaren des Lymphgefässsystems, die im Schwanze von Batrachierlarven leicht zu verfolgen sind, nehmen im wesentlichen genau dieselbe Entwickelung, wie die des Blutgefässsystems, nur dass hier Verbindungen der Gefässe selten sind und die Bildungsgeschichte mehr auf die Aneinanderreihung spindelförmiger oder mit drei Hauptausläufern versehener Zellen sich beschränkt. Ueber die grösseren Stämme dieser Gefässe fehlen Beobachtungen, doch ist nicht zu zweifeln, dass auch sie ganz den Blutgefässen folgen." Eigenthümlich seien den Lymphgefässen die vielen von ihrer Hülle ausgehenden feinen Zacken und dass sie „fast

alle mit zugespitzten freien Ausläufern beginnen.“ Dagegen sei es im hohen Grade wahrscheinlich, dass sie gleich den Blutkapillaren Intercellularräume seien, obgleich die Anwendung von Höllenstein Zellengrenzen in ihren Gefässwänden nicht sichtbar machen konnte. — Die Entwickelung der Muskeln lehrte Kölliker längere Zeit im Sinne der Schwann'schen Hypothese (Nr. 32 S. 2, Nr. 78 I S. 257). „Die Primitivbündel der Muskeln des Stammes und Kopfes bilden sich aus Primitivzellen, die der Extremitäten aus Zellen ohne Fettinhalt. Diese Zellen ordnen sich, in Reihen verwachsen, zu einer Röhre, deren Membran aus den Wänden der Zellen, deren Inhalt von den Kernen, den Körnchen und der klaren Flüssigkeit gebildet wird. Die Primitivfasern der Muskeln entstehen aus einer Metamorphose dieses Inhalts entweder im ganzen Umfange an der innern Fläche der Membran (so bei den Extremitäten des Frosches und bei Triton) oder nur an einer Seite (Muskeln des Stammes und Kopfes beim Frosche). Im ersten Fall befinden sich in der Axe des Primitivfaserbündels Zellenkerne, welche lange sichtbar bleiben. Im letzteren Falle befinden sich die Kerne ausserhalb des Faserbündels zwischen seiner Oberfläche und der Membran der Röhre. Die Haut, welche die Primitivbündel umgiebt, und die Kerne sind identisch mit dem Sarcolemma und den Kernen der Muskeln des erwachsenen Thieres.“ Später schloss sich Kölliker der Remak'schen Lehre an, dass jede Muskelfaser nur aus je einer Zelle hervorgehe (Nr. 43 S. 141, Nr. 79 S. 85. 177. 178). Dabei betont er namentlich die Vielkernigkeit der theilweise noch mit Dottermasse angefüllten Muskelzellen und nennt die letzteren bandartig.

Cramer folgt hinsichtlich der Entwickelung der Muskeln der Schwann'schen Lehre und lässt die Kerne der Muskelzellen frühzeitig schwinden (Nr. 34 (S. 60. 61). Die Nerven würden vor den Muskeln gebildet und die Ganglienkugeln beständen ganz aus Dotterkörnern, seien wahrscheinlich aus mehreren Zellen zusammen gewachsen (S. 61—63).

F. E. Schulze bestätigt im allgemeinen Remak's Angaben über die Muskelentwickelung. In der embryonalen Muskelfaser erscheine zuerst nur eine einzige Muskelfibrille (Nr. 51 S. 386); später kommen immer neue hinzu, welche das Protoplasma, aus dem sie entstanden, halbrinnenförmig umschliessen. Die unterdess vermehrten Kerne rücken zwischen den Fibrillen in's Innere der Faser (S. 388). Aus dem Vorkommen einkerniger Muskelfasern, deren beide Enden bereits in Sehnen übergehen, ferner aus dem Umstande, dass in den fertigen Muskelfasern der Tritonenlarven, deren Muskelzellen stets nur

eine Kernreihe enthalten, auf dem Querschnitte nie mehr als ein Kern in jeder Muskelfaser sich zeigt, schliesst Schulze, dass die Muskelzellen weder mit ihren Enden noch in ihrer ganzen Länge miteinander verschmelzen, sondern jede für sich allein eine Muskelfaser bilden. Dies gelte zunächst nur für die Stammuskeln, doch glaubt Schulze dieselbe Entwickelungsweise auch für die Gliedermuskeln annehmen zu dürfen. Das Sarcolemma mit den ihm innen anliegenden Kernen stamme von der Muskelzelle (S. 389—391).

His gibt in seinen Untersuchungen über den Ursprung der Lymphgefässe an, dass sie im Froschlarvenschwanze nicht verschmolzene Zellenhöhlen, sondern „Paracellulargänge" seien. Ihre Wand bestehe aus ganzen Zellen, deren solide Ausläufer die äusseren Zacken bilden, welche die Gefässe vielleicht mit einander verbinden; mit den sternförmigen Bindegewebszellen hängen sie nicht zusammen.

Ebenfalls auf den Froschlarvenschwanz beziehen sich die histiogenetischen Bemerkungen Hensen's. Die Schwanzflosse enthalte eine Flüssigkeit, welche, wahrscheinlich von der Epidermis abgeschieden, anfangs zellenlos sei; darauf wandern Zellen von der Schwanzaxe aus in jene Flüssigkeit, die erst später gallertig wird. Diese Zellen sind zuerst rund, schicken aber nachträglich Fortsätze aus, durch welche sie sich netzförmig verbinden; ein Theil dieser Bindesubstanzzellen legt sich einer festen, der Epidermis anliegenden Basalmembran an und durchwächst sie mit seinen Fortsätzen. Dieses Netzwerk der „Cutiszellen" wird in verschiedenem Masse gefärbt (Nr. 54 S. 53—57, Nr. 61 S. 114. 115). Die Zellennetze und epithelartigen Zellenlagen Eberth's hat Hensen nicht finden können (Nr. 61 S. 116). Die Blut- und Lymphgefässe sollen von den Bindesubstanzzellen durchaus unabhängig entstehen und bestehen (Nr. 61 S. 112); vor ihnen erscheinen aber die Nerven als dünne Fädchen ganz ohne Kerne, welche erst dadurch hinzukommen, dass dünne, blasse, äusserst lang gestreckte Zellen jeden Nerv so einscheiden, „dass er in ihrem Innern zu laufen scheint. Diese Zellen geben nicht anders Ausläufer ab, als da, wo ein Nervenzweig abgeht, und hängen nicht mit den Parenchymzellen zusammen." Sie sollen auch nicht von den letzteren abstammen, sondern direkt von der Axe her den Nerven entlang wachsen (Nr. 54 S. 60). Das Mark erscheint in einzelnen Tropfen innerhalb der Scheide (Nr. 54 S. 61). Die Nervenenden treten nur vereinzelt an Cutiszellen heran, die meisten senken sich, ohne sich netzförmig zu verbinden, in die Epidermiszellen hinein (Nr. 54 S. 61—64). Um dieses Verhalten zu erklären, macht Hensen folgende Hypo-

these (S. 65—72). Nach ihm sind sowohl alle peripherischen Nerven als auch die Muskeln Erzeugnisse des oberen Keimblattes. Er nimmt darauf an, dass die Zellen in diesem noch nicht differenzirten Keimblatte sich bei ihrer Vermehrung nur unvollständig, mit Ausziehung eines Verbindungsfadens, eben eines Nerven, theilen, worauf die eine Endzelle ins Epithel oder eine Muskelfaser übergeht, die andere sich im Centralorgan in eine Ganglienzelle verwandelt. Alle diese Angaben über die Nerven hat Hensen im zweiten Aufsatze aufrecht erhalten (Nr. 61 S. 116 u. flg.).

Die Anlage der Cutis sieht Eberth an Larven des Bombinator igneus in jener gallertigen, homogenen Membran, welche unmittelbar unter der Oberhaut liegt. Sie bestehe aus „feinen, steifen, unter rechtem Winkel sich kreuzenden Fasern", und werde von Ausläufern der darunter gelegenen Zellen senkrecht durchsetzt. Jene Fasern kräuseln sich später und verwandeln sich in Bündel fibrillären Bindegewebes, während in die erweiterten Lücken von unten her sich Zellen einschieben, um zu den Bindegewebszellen zu werden. Unter der Anlage der Cutis stellte Eberth „schon in sehr früher Zeit der Larvenperiode" durch Silbertinktion eine Lage grösserer, zackiger, mit geringen Zwischenräumen an einander gefügter Zellen dar, welche einem Gefässepithel auffallend gleichen, und später in das Epithel der Lymphräume übergehen sollen. Unter diesen Zellen befinden sich einzelne spindelförmige, welche wasserhelle Bläschen und stellenweise Pigment enthalten und zu fortlaufenden Zellenbändern zusammentreten, die sich untereinander zu rechtwinkligen Netzen verbinden. Da diesem Netze entlang die feinsten peripherischen, ebenfalls netzförmig verbundenen und mit einzelnen Ausläufern versehenen Nerven verlaufen, so hält Eberth dasselbe für die Anlage der bindegewebigen Nervenscheiden. An den Nerven findet er kernhaltige Protoplasmahäufchen, die Anlagen der späteren Primitivscheide, und lässt die ersteren mit den Sternzellen des Gallertgewebes in Verbindung stehen (Nr. 60 S. 491—496).

Langer findet an den Lymphgefässen des Batrachierlarvenschwanzes „scharfe Contouren, ohne jene zackigen Ausläufer, welche Kölliker und His an ihnen zeichneten." Eine Wand der Lymphgefässe sei deutlich nachweisbar und sie umschliesse auch die Kerne (Nr. 62 S. 6). Blinde Ausläufer der Lymphgefässe seien gewiss vorhanden und wahrscheinlich aus der Gefässwand hervorgewachsen; dies und das Vorkommen feiner Schleifen begründe die Annahme, dass die Fortbildung des Lymphgefässsystems durch die Verbindung solcher

Ausläufer vor sich gehe (S. 10. 11). Ein Zusammenhang der Lymphkapillaren mit den Sternzellen besteht nach Langer nicht (S. 12).

Der einzige Forscher, welcher die Anlage der Aorta nicht nur als einen von den Segmenten abstammenden soliden Strang ansieht, sondern denselben auch als aus zwei Hälften zusammenfliessend zeichnete, ist v. Bambecke (Nr. 63 S. 55).

Golubew untersuchte die Gefässbildung in den Schwänzen lebender Larven und kam gleichfalls zu dem Schlusse, dass dieselbe nur durch Gefässsprossen, ohne die Betheiligung der Sternzellen vor sich gehe (Nr. 65 S. 65). Die Gefässsprossen seien kegelförmig zugespitzte solide Fortsetzungen der Substanz der Gefässwand, welche bei weiterem Wachsthume vom Muttergefässe aus hohl werden. Die Spitzen je zweier Sprossen treffen alsdann zusammen und verbinden sich zu einer Schlinge, welche von ihren beiden Enden her ausgehöhlt wird (S. 66. 68). Das regelmässige Zusammentreffen wenigstens der ersten Sprossenenden versucht Golubew folgendermassen zu erklären: die gerade gegen den Schwanzsaum wachsenden Sprossen erreichen in der Nähe desselben eine dichtere Grundsubstanz, der sie bogenförmig ausweichen und so in gegeneinander gerichteten Bögen zusammenstossen (S. 78). In der Mitte jedes Bogens, wo der endliche Zusammenfluss der beiden hälftigen Aushöhlungen stattfindet, bilden sich Anhäufungen der Substanz der neu entstandenen Gefässe (S. 68), die von Golubew sogenannten Gefässspindeln oder die zelligen Elemente der späteren inneren Gefässwand (S. 64). Diese Spindeln vermehren sich durch Theilung, erhalten Kerne und verdrängen wahrscheinlich die frühere Wandsubstanz (S. 73. 83). Aus den fertigen Kapillargefässen treten amöboide Blutkörperchen heraus, welche in das umgebende Gewebe wandern und sich allmählich zu den Sternzellen desselben umbilden (S. 75). Hinsichtlich der Entwickelung der Lymphgefässe bemerkt Golubew, „dass sie in allen wesentlichen Punkten mit jener der eigentlichen Bluteapillaren übereinstimmt“ (S. 85).

Klein, welcher einige Einzelheiten des subepithelialen Netzwerks beschreibt, spricht sich auch gegen den Zusammenhang der Nerven mit Sternzellen aus (Nr. 70 S. 4).

Arnold bestätigt Golubew's Angaben. Die Gefässentwickelung beginne immer von einem schon bestehenden Gefässe aus durch Sprossen, welche zu Protoplasmafäden auswachsen, indem die Substanzkörnchen sich vermehren

und vorrücken. Die Körnchen liegen aber getrennt von einander und bewegen sich innerhalb lichter Bahnen, die vielleicht Spalten des Gewebes darstellen. Durch Verbindung dieser Protoplasmafäden unter sich und mit den Gefässen entstehen die Bögen und Schlingen. Die Kanalisirung erfolgt meist von der Wurzel der Sprossen aus, kann aber auch weiter im Protoplasmafaden beginnen.

In dem Abschnitte, welcher von den Leistungen des mittleren Keimblattes handelt, habe ich auseinandergesetzt, wie dasselbe frühzeitig sich in zwei Schichten zu spalten und in einen dicken dorsalen und einen dünnen ventralen Theil sich zu sondern anfängt. Die vollständige Abtrennung und Quergliederung des ersteren ergibt dann die Segmente, welche also ursprünglich zweischichtig sind und später eine eben solche ventrale Fortsetzung erhalten. Diese letztere ist in beiden Segmentschichten gleichmässig dünn und unterscheidet sich daher äusserlich nicht unbedeutend von den ursprünglichen und eigentlichen Segmenten, deren innere Segmentschicht in einer kompakten Masse erscheint und dadurch, dass die histiologische Umbildung in ihr nicht gleichartig erfolgt, sehr bald noch einmal getheilt wird, in den massigen Segmentkern und das innere Segmentblatt. Da die folgende Entwickelungsgeschichte dieser Segmenttheile zunächst mit der Histiogenese zu thun hat und die topographische Anordnung der differenzirten Gewebsmassen erst in zweiter Linie folgen kann, so sollen auch die verschiedenen Gewebe einer Eintheilung des ganzen Stoffes zu Grunde gelegt werden.

1. Die Muskeln.

Es werden in beiden Segmentschichten Muskeln erzeugt, in der inneren die eigentlichen Muskeln des Stammskelets (Stammuskeln) und die tieferen Bauchmuskeln, in der äusseren der M. obliquus externus und die zu den Gliedmassen gehörigen Muskeln. Ich betrachte zuerst die Entwickelung der Stammuskeln im Segmentkerne. — Dort liegen die embryonalen Zellen anfangs dicht gedrängt und nehmen die aus dem gegenseitigen Drucke hervorgehenden rundlich eckigen Formen an (*Taf. XI Fig. 199*). Aber sobald der Schwanz hervorzuwachsen beginnt, sieht man die ersten Anfänge einer bestimmten

Formveränderung der genannten Zellen (*Fig. 200*). Diese Veränderung erscheint zuerst im vorderen Rumpftheile und schreitet dann nach hinten fort, wie ich es schon von mehreren Entwickelungsvorgängen angab; und dieselbe Reihenfolge halten auch alle übrigen an den Zellen der Segmentkerne noch zu beschreibenden Erscheinungen ein. Indem die Masse der schmalen Segmente parallel zur Körperaxe ausgezogen wird, geschieht dies auch mit den einzelnen Zellen der Segmentkerne; sie verlängern sich in der angegebenen Richtung unter entsprechender Abnahme ihres Querdurchmessers, und indem sie dabei aneinander vorbeigleiten, dauert diese Veränderung so lange an, bis jede Zelle die Form eines ziemlich gleichmässigen Stabes erreicht, dessen vorderes und hinteres Ende in den entsprechenden Flächen des ganzen Segments liegen. Diese zur Stäbchenform verwandelten Muskelzellen sind aber nicht cylinderisch, sondern bei der innigen Aneinanderlagerung prismatisch abgeplattet und zugleich in ihrer Länge lateralwärts konvex, medianwärts konkav gebogen, indem in Folge der Absonderung des inneren Segmentblattes die ganze Muskelplatte jene Form erhält (*Taf. XI Fig. 197, Taf. XIV Fig. 251*). Der Kern liegt ohngefähr in der Mitte der Länge der Zelle und bedingt eine geringe Anschwellung derselben; indem diese Anschwellungen bei der Aneinanderlagerung der Zellen einander auszuweichen suchen, sieht man auf sagittalen Durchschnitten die Kerne nicht in einer geraden Linie über einander liegen, sondern eine Zickzacklinie beschreiben. Die stumpfen Enden der Muskelzellen stossen unmittelbar mit denjenigen der benachbarten Segmente zusammen und verbinden sich mit ihnen zu einem ziemlich festen Zusammenhange. Während der beschriebenen Formveränderung der Muskelzellen bleibt ihre Zusammensetzung zunächst noch bestehen. Sobald aber die erstere bereits in den Schwanz vorgedrungen ist, bemerkt man im Innern der ersten Segmente schon bei schwächeren Vergrösserungen eine gewisse Ungleichheit in der Zeichnung der Dottersubstanz (*Taf. XI Fig. 201—203*). Bei genauerer Untersuchung erkennt man die Umbildung derselben in reifes Protoplasma in ähnlicher Weise, wie ich es bereits von den Embryonalzellen des Centralnervensystems beschrieb. Die Umbildungskugeln erscheinen in der unveränderten Dottersubstanz, der gestreckten Zellenform entsprechend, in einer Reihe, welche in ihrer Mitte durch den gleichfalls verlängerten Kern unterbrochen wird; und indem sie darauf in dem Masse verschwinden, als die Dottersubstanz sich in reifes Protoplasma verwandelt, weisen sie, wie ich glaube, deutlich genug auf den Zusammenhang beider Erscheinungen hin.

Gleich im Anfange dieses Processes beginnt aber schon eine weitere Differenzirung des Protoplasmas. In isolirten Muskelzellen aus jener Periode entdeckt man nämlich leicht eine sehr regelmässige, feine und ziemlich dichte Querstreifung, welche sich durch Rollen der Zellen und bei wechselnder Einstellung des Mikroskops als eine oberflächliche und auf die konkave d. h. in natürlicher Lage die mediale Seite der Zellen beschränkte nachweisen lässt. Die Bestätigung dessen findet man an den scheibenförmigen Querdurchschnitten solcher Muskelzellen, in deren medialem Rande ein schmaler Streifen punktirter, sich lebhaft färbender Substanz sehr scharf von der übrigen, erst theilweise in Protoplasma verwandelten Zellenmasse sich absetzt; dieser Streifen greift häufig bogenförmig auf die obere oder untere Seite der Scheibe über, bleibt dagegen selten auf eine der letzteren beschränkt (*Taf. XI Fig. 197. 198*). Dass aber diese einseitige Rinde der Muskelzellen mit der quergestreiften Muskelsubstanz identisch ist, lässt sich an nur wenig älteren Larven, deren Muskelzellen in den verschiedensten Entwickelungsstufen neben einander liegen, leicht konstatiren. Obwohl ich den Punkten der Durchschnittsbilder entsprechende Längsstreifen an den ganzen Zellen entweder gar nicht, oder doch nur andeutungsweise bemerkte, so möchte ich dennoch jene Punkte auf Querdurchschnitte von Muskelfibrillen beziehen. Die Flächenbilder der Muskelsubstanz, welche F. E. Schulze auf getrennte, relativ dicke Fibrillen bezieht, von denen zuerst eine einzige entstehe, muss ich nach meinen Erfahrungen aus der Lichtbrechung an den Kanten der prismatischen Zellen erklären. Von feinerem histiologischen Detail sei noch erwähnt, dass an ganz frisch untersuchten Muskelfasern die hellen Streifen ganz deutlich eine zarte punktirte Linie zeigen, welche sie in der Mitte und parallel den einfassenden dunkeln Streifen durchzieht (*Fig. 203b*). — Wenn nun die peripherische Anlage der Muskelsubstanz in ihrer ersten dünnen und meistentheils rinnenförmigen Gestalt die Neigung erkennen lässt, sich in der Peripherie der ursprünglichen Muskelzelle weiter auszudehnen und so deren übrige noch mit Dotterplättchen durchsetzte Masse röhrenförmig zu umwachsen, so habe ich doch eine solche Entwickelung nicht verfolgen können. Vielmehr traf ich es als Regel, dass die anfangs dünne Muskelschicht, während sie an Mächtigkeit beständig zunimmt, sich annähernd cylinderisch zusammenzieht und so in die übrige Masse der Muskelzelle vorragt, dass diese alsdann ihrerseits die Rolle einer Rindenschicht übernimmt und gewöhnlich rinnenförmig, zuweilen aber auch cylinderisch geschlossen erscheint (*Fig. 198*). Neben den scheibenförmigen Durch-

schnitten dieser regelmässigen soliden Cylinderform der Muskelsubstanz finde sich allerdings nicht ganz selten Ringe, welche auf eine röhrenförmige Umbildung jener Substanz schliessen lassen. Eine solche Röhre kann aber auf die oben angedeutete Weise d. h. durch Ausbreitung der Muskelschicht über die ganze Oberfläche der Muskelzellen nicht entstanden sein, da sie nur den kleineren Theil der unverwandelten Zellenmasse einschliesst, während der grössere ihr aussen anliegt. Andererseits ist es mir nicht gelungen die Röhrenform der Muskelsubstanz an isolirten Muskelzellen zu bestätigen, sodass möglicherweise jene ringförmigen Durchschnitte nicht von wirklichen Muskelröhren, sondern nur von zufälligen, beschränkten Einschlüssen einfacher Zellenmasse in die sonst soliden Muskelcylinder herrührten. Jedenfalls bleibt weder die eingeschlossene noch die ausserhalb der Muskelsubstanz befindliche Zellenmasse als solche längere Zeit bestehen, sondern verwandelt sich sehr bald gleichfalls in Muskelsubstanz, welche sich der schon bestehenden anschliesst.

Wenn die Muskelzelle anfangs ebenso wenig wie jede andere Embryonalzelle eine Membran besitzt, so bildet sich doch eine solche während der Verwandlung der Dottermasse aus der äussersten Schicht der letzteren, welche nach Beendigung jener Umbildung als dünnes Häutchen dem Muskelcylinder anliegt, sein Sarkolemm darstellt (*Fig. 204*). Dasselbe umschliesst aber noch einen Theil der ursprünglichen Zelle, welcher sich nicht in Muskelsubstanz verwandelt, nämlich den Kern. Er streckt sich mit der ganzen Muskelzelle, wird meist walzenförmig und bleibt nach wie vor in der Mitte der Zellenlänge, und zwar so lange es noch indifferente protoplasmatische Masse gibt, innerhalb derselben liegen. Sobald aber das Protoplasma soweit in Muskelsubstanz verwandelt ist, dass der Rest nicht mehr die Mächtigkeit des Kerns erreicht, so wird der letztere nicht etwa in die zunehmende Muskelsubstanz eingebettet, sondern nach aussen gedrängt, sodass er das Sarkolemm je länger desto stärker vortreibt. Besonders auffallend erscheint dies an den kurzen Muskelfasern des Schwanzendes, deren Kerne länger sind als die Hälfte der ganzen Faser und diese auf einer Seite beinahe in der ganzen Länge ausbauchen (*Fig. 204*). Für diese Lagerung des Kerns fehlte ein Motiv, wenn wir die Bildung der Muskelsubstanz gerade so einfach wie bei anderen Massenumbildungen erfolgen liessen. Ich glaube daher, dass dieser Vorgang in der Ausfällung stets neuer Fibrillen beruht, welche alsdann nicht an der alten Stelle liegen bleiben und so den Kern allmählich umwachsen, sondern sofort

zur Aktion der ganzen Muskelmasse herangezogen, mit dieser sich cylindrisch zusammenziehen und dabei den Kern vollständig aus diesem ihrem kontinuirlichen Ganzen hinausdrängen. Erst nachdem die ursprüngliche Zellenmasse vollständig in Muskelsubstanz übergegangen ist, beginnt die Theilung und Vermehrung des Kerns; wenigstens scheint dies die Regel zu sein, da ich nur äusserst selten zwei Kerne an einer Muskelfaser antraf, in deren Umgebung noch Dotterreste vorhanden waren. Mit der fortdauernden Vermehrung der Kerne geht ihre Ausbreitung über die ganze Oberfläche der Muskelfaser, zwischen der eigentlichen Muskelsubstanz und dem Sarkolemm Hand in Hand, sodass die Larven bereits vor dem Erscheinen der knorpeligen Wirbelanlagen in ihren Muskelfasern alle Elemente enthalten, welche das vollständig entwickelte Thier besitzt, mit dem einzigen Unterschiede, dass die Kerne nicht im Innern der Muskelsubstanz liegen, wo sie später angetroffen werden, sondern ausserhalb derselben, wie man sich an Querdurchschnitten leicht überzeugen kann. Die Art und Weise, wie jene definitive Innenlage der Kerne ohngefähr zur Zeit der Verknorpelung der Wirbelbogenanlagen erreicht wird, ist insofern von besonderem Interesse, als sie von einer eigenthümlichen Veränderung der Muskelsubstanz bedingt wird. Dieselbe vollzieht sich nicht gleichzeitig in allen Muskelfasern auch nur eines einzelnen Muskels und kann daher leicht an einigen wenigen gelungenen Querdurchschnitten studirt werden. Die Muskelsubstanzsäule jeder Faser zerfällt nämlich durch Ein- und Abschnürung nach ihrer Länge erst in zwei und dann fortschreitend in immer mehr rundliche oder prismatische Säulchen, welche freilich immer zu einem Bündel oder der Muskelfaser vereinigt bleiben, aber sich augenscheinlich an einander verschieben (*Fig. 205*). Bei diesen wie es scheint langsamen und wahrscheinlich wie bei der Dotterzerklüftung durch die Theilungsvorgänge selbst hervorgerufenen Verschiebungen wird ein Theil der peripherisch gelegenen Kerne erst in die oberflächlich ausmündenden Fugen gedrängt und dann von den sich verschiebenden Säulchen vollständig umlagert, sodass er sich endlich im Innern des ganzen Bündels oder der ursprünglichen Muskelfaser befindet, welche durch fortgesetzte Vermehrung, also auch Verfeinerung der sekundären Säulchen wieder ein einheitlicheres Ansehen gewinnt. Es ist also die Lageveränderung der Kerne von der Peripherie ins Innere der Muskelsubstanz ein nachträglicher und gleichsam zufälliger Vorgang, der ebenso wenig wie seine nächste Ursache, nämlich die Zerklüftung der ursprünglichen Muskelsäule für die eigentliche Muskelbildung von wesentlicher Bedeutung zu

sein scheint. Dagegen erklärt uns jene Zerklüftung, in welcher Weise die Kerne der Muskelzellen, welche anfangs gerade durch den Zusammenhang der ganzen Fibrillenmasse einer Faser stets an die Peripherie gedrängt werden, später doch in das Innere derselben gelangen, ohne jenen Zusammenhang völlig zu lösen; und darum liegt es nahe, jene Zerklüftung nicht bis zur Isolirung aller Fibrillen, sondern nur bis zu einer solchen Verfeinerung ihrer sekundären Bündelchen fortgehen zu lassen, dass man die bekannten COHNHEIM'schen Felder für die Durchschnitte derselben halten kann. — Bevor ich nunmehr auf die topographische Umbildung der dorsalen Muskelmassen übergehen kann, muss ich einiges über die Entwickelung der Sehnen vorausschicken.

Schon gleich im Anfange der Umbilduug der Muskelzellen sammeln sich in den Rinnen, welche äusserlich die Grenzen der Muskelplatten bezeichnen, Zellen des interstitiellen Bildungsgewebes an, theils Elemente der inneren Segmentblätter und der äusseren Segmentschichten, zum grösseren Theile aber, wie mir schien, unmittelbar aus den embryonalen Blutgefässen abstammende Dotterbildungszellen (*Taf. XI Fig. 201*). Diese Elemente besorgen später auch die Bildung der Nerven, Gefässe und bindegewebigen Scheiden der Muskeln, wofür ich jedoch auf die weiter unten folgende Entwickelungsgeschichte dieser allgemeinen Gewebe verweise, um mich hier auf die Muskelsehnen zu beschränken. Jene an den Muskelgrenzen angesammelten Bildungszellen schmiegen sich anfangs bloss in die Grenzfurchen, wobei sie sich durchweg entsprechend verlängern, also mit ihrer Längsaxe diejenigen der Muskelzellen kreuzen und stets je mehrere derselben berühren. Darauf verschmelzen sie untereinander zu einer kontinuirlichen, von freien Kernen durchsetzten Masse, welche mit den anliegenden Muskelfaserenden eine feste Verbindung eingeht und allmählich zwischen dieselben eindringt (*vgl. Fig. 206*). Auf diese Weise tritt an die Stelle des unmittelbaren Zusammenhangs der Muskelenden eine besondere Verbindungsmasse, welche zuerst den ganzen Muskelgrenzen entsprechende, dünne quere Scheidewände bildet. Aus Zellen entstanden sind diese jungen Sehnenanlagen doch nicht als Zellengewebe in dem Sinne aufzufassen, als wenn die ganzen Bildungszellen seine weitere Entwickelung bedingten und bestimmten und etwa unmittelbar in die Strukturelemente der fertigen Sehne, in die einzelnen feinsten Bündel übergingen. Selbst die Verbindungsfäden zwischen einzelnen Muskelfasern können nicht auf einzelne Zellen bezogen werden, da, wie erwähnt, die Bildungszellen schon frühzeitig sich über mehrere Muskelfaserenden erstrecken und die aus ihrer Verschmelzung hervorgegangene Masse jene

Enden umwächst und sich mit ihnen verbindet, ehe sie deren unmittelbaren Zusammenhang mit den gegenüberstehenden Muskelfaserenden auflöst. Daher ist diese anfangs kontinuirliche Masse gleichsam als ein die Muskelsegmente verbindender Kitt zu betrachten, dessen spätere Differenzirung in fibrilläres Bindegewebe, wovon später die Rede sein wird, von einer Anwesenheit von Zellen ganz unabhängig ist, und dessen Anordnung in grössere und kleinere Bündel erst in Folge einer gleichen Eintheilung der Muskelmassen erscheint. Nach dieser Organisation der Sehnen habe ich, um es beiläufig zu erwähnen, gleich Kölliker an einzelnen Muskelfasern des Schwanzes 2—3 divergirende, sehr dünne Sehnenfäden an einem Ende entspringen sehen, wobei dieses Muskelende in ebenso viele verdünnte Aeste gespalten war. Neben den freien Kernen habe ich in den Sehnen der Larven bis in die späteren Perioden ganze Zellen vermisst (*Fig. 204*); und nach der eben vorgeführten Entwickelungsgeschichte dieses Gewebes können alle später darin anzutreffenden Zellen nur eingewandert oder um die freien Kerne neugebildet sein.

Schon bevor die Bildung der Muskelfasern ganz vollendet ist hat die topographische Umbildung der ganzen aus den Segmentkernen hervorgehenden Muskelplatten begonnen. Anfangs verlaufen ihre Grenzscheiden nahezu senkrecht und rechtwinkelig zur Körperaxe; darauf gehen sie aber allmählich in eine zu jener Axe schräge Stellung über, sodass der spitze Winkel nach hinten sieht (*Taf. XVII Fig. 304*). Durch diese Verschiebung werden die Endflächen der Muskelzellen so verändert, dass sie schräg abgeschnitten und mehr oder weniger zugespitzt aussehen (*Taf. XI Fig. 202*). Diese Form zeigen sie aber nur bei Erhaltung ihres natürlichen Zusammenhangs, also in gehärteten Präparaten, während im frischen Zustande isolirte Muskelzellen runde Enden erhalten (*Fig. 203*). Jene Richtungsänderung der Muskelgrenzen wird noch dadurch komplicirt, dass sie von oben abwärts eine nach vorn konvexe Krümmung erleiden (*Taf. XVI Fig. 290*). Diese Konvexität steigert sich allmählich bis zur Bildung eines Flächenwinkels, dessen Kante ohngefähr in der halben Höhe der Segmente liegt (*Taf. XVIII Fig. 325. 326*). Dadurch entsteht die bekannte Zeichnung der ineinandergreifenden, mit ihren Spitzen nach vorn gerichteten Zacken, welche zu beiden Seiten des Rückens hinziehen und häufig schon an dem unberührten Embryo und der jungen Larve durch das auch an der Hautoberfläche ausgeprägte Relief der Segmente erkannt werden können. Der Grund dieser komplicirten Verschiebung der Segmente, welche sich wesentlich in deren Hauptmasse, eben den Muskelplatten aus-

spricht, muss wie ich glaube in den Beziehungen der letzteren zum primären Stammskelet gesucht werden. Solange die Segmente in der horizontalen Richtung einen fassförmigen Durchschnitt besitzen und die axialen Anlagen nur berühren, ohne mit ihnen zusammenzuhängen, erhält sich auch die ursprüngliche Richtung ihrer Grenzflächen. In der ersten Larvenperiode lösen sich die inneren Segmentblätter aus dem Bestande der einzelnen Segmente und fliessen an den Grenzen kontinuirlich zusammen, während ihre dicksten Stellen an der Segmentmitte zu den Anlagen der Spinalganglien und -nerven sich absondern. Das die letzteren umgebende interstitielle Bildungsgewebe vermag bei seinem zarten, lockeren Gewebe weder über noch unter der Wirbelsaite Befestigungspunkte für die Muskelplatten abzugeben; dagegen gewährt die Wirbelsaite der sie seitlich einfassenden dünnen Schicht jenes Bildungsgewebes, der späteren äusseren Chordascheide, eine relativ feste Unterlage und dadurch den in gleicher Höhe liegenden Sehnenanlagen die nöthigen Ansatzpunkte, sodass, wenn die Muskelbäuche durch die Spinalganglien und -nerven von dem primären Stammskelet getrennt bleiben, die betreffenden Stellen ihrer medialen Sehnenenden zipfelig gegen dasselbe angezogen erscheinen. Davon kann man sich sowohl an Durchschnitten wie bei der Präparation ganzer Larven überzeugen. Nach der Beobachtung dieser einseitigen und beschränkten Befestigung der Muskelplatten braucht man nur ein ungleichmässiges Wachsthum der betreffenden Anlagen, welches übrigens sich schon aus den Folgen klar ergibt, anzunehmen, um die beschriebene Umbildung der Muskelmassen zu erklären. Bei dem allgemeinen, wesentlich nach hinten gerichteten Wachsthume des Rückens verlängert sich die Wirbelsaite, wie aus der betreffenden Beschreibung (S. 356) erhellen wird, relativ schneller dort, wo der Gallertkörper in der Bildung begriffen, als wo seine Anlage fertig ist, d. h. die früher hergestellten vorderen Chordaabschnitte und mit ihnen alsdann die äussere Scheide nebst den Muskelbefestigungen rücken langsamer vor als die hinteren, als Stammskelet noch nicht fungirenden Abschnitte. Zugleich vertheilt sich aber dasselbe Mass der Gesammtverlängerung gleichmässig über die ebenfalls in verschiedenem Grade entwickelten Segmente, sodass die an der vollendeten Chorda entstandenen primären Muskelbefestigungen sich langsamer verschieben als die ganzen nicht unmittelbar befestigten Muskelmassen. Die Scheidewände der letzteren werden daher an ihren beschränkten Befestigungspunkten zurückgehalten und beschreiben in ihren übrigen Theilen einen um so grösseren Weg, je weiter dieselben von jenem Punkte entfernt sind. Die äusseren Theile

müssen folglich weiter nach hinten rücken als die inneren, die über und unter dem axialen Stammskelete befindlichen weiter als die in der Höhe desselben und somit der Befestigung liegenden. Die auf diese Weise konstruirte Wirkung gewisser vorausgegangener Zustände und Vorgänge stimmt nun ersichtlich mit der beobachteten Muskelbildung überein und lässt die versuchte Erklärung derselben nicht unbegründet erscheinen. Denn die nach vorn gerichteten Spitzen der Zacken der Muskelgrenzen liegen thatsächlich im Niveau der Muskelbefestigungen, von wo aus die Verschiebung der Muskelplatten auf- und abwärts ebenso zunimmt, wie von innen nach aussen. — Ich habe mich bei dieser Erörterung aufgehalten, weil ich die gewiss nicht ganz einfache Entwickelung der ganzen Wirbel auf die eben erläuterte Umbildung der Muskelmassen und deren weitere Wirkungen zurückzuführen versucht habe (S. 378. 381. 406 u. flg.), und weil die Darlegung eines solchen Zusammenhangs beweist, wie selbst so mannigfaltig zusammengesetzte Bildungen, wie der gesammte passive und aktive Bewegungsapparat des Stammes, sich als die nothwendigen Folgen verhältnissmässig einfacher vorangegangener Entwickelungsvorgänge nachweisen lassen.

Durch die beschriebene Veränderung der Muskelplatten ist bereits eine gewisse Gliederung derselben angelegt. Die Spitzen der Muskelzacken bezeichnen die Höhe, in welcher die Muskelplatten in schon erwähnter Weise in eine obere und eine untere Hälfte getheilt werden und die Rippenfortsätze, die Träger der seitlichen Stammuskelmassen, hervorwachsen. Dieser neuen Muskeltheilung entspricht zugleich die obere Seitenlinie unserer Larven, in welcher der N. lateralis superior vagi verläuft und die Seitenorgane der Haut versorgt. — Da im vorderen Rumpftheile die stärkere seitliche Ausladung des Rückenmarkes die Ausbildung der inneren Segmente nach oben anfangs beeinträchtigte, was weiter rückwärts nicht der Fall ist, und ferner im Schwanze schon die ganzen Segmente unter Reducirung der Seitenplatten viel tiefer hinabreichen als im Rücken, so ist es verständlich, dass auch die Höhe der Muskelplatten sowohl in ihrer oberen wie in der unteren Hälfte von vorn nach hinten ansteigt (*Taf. XIII, XV*). Während sie dicht am Kopfe über die Wirbelsaite anfangs nicht weit hinausreichen, um erst später sich den übrigen Folgestücken anzupassen, überragen sie in der Mitte des Rumpfes bereits die Axengebilde, sodass ihre medianwärts gekrümmten oberen Ränder später über denselben zusammenstossen; im Schwanze geschieht dies aber

auch unterhalb der Axengebilde, wodurch um die letzteren eine vollständige Röhre gebildet wird. Diese Muskelröhre bleibt in der Nähe der Schwanzwurzel in der ursprünglichen Weite und der Zusammensetzung aus den dicht aneinandergelagerten Muskelplatten bestehen; während des Wachsthums des Schwanzes verjüngt sie sich gegen dessen Spitze hin und dehnen sich die sehnigen Zwischenwände soweit aus, dass sie sogar längere Abschnitte jener Röhre darstellen, als die mit ihnen alternirenden Muskellagen (*vgl. Taf. XI Fig. 204*). Bei der Schrumpfung des Schwanzes gehen diese hintersten Theile der Stammmuskulatur, nachdem sie sich wieder zusammengeschoben, zuerst zu Grunde, sodass nach dem schon vorher erfolgten Verluste des Flossensaumes der Schwanzstummel wesentlich aus einem muskulösen Hohlkegel besteht, der aber mit den eingeschlossenen Axengebilden fortdauernd von hinten nach vorn bis auf seine Basis atrophirt (*vgl. Taf. XIX Fig. 342*). — Im Rumpfe besteht die geschilderte Anordnung der Stammmuskulatur nur bis zur Entstehung des knorpeligen Skelets und verändert sich darauf, wie ich schon im vorigen Abschnitte beschrieb, nicht unwesentlich. Die Wirbelbögen, welche entsprechend den bezeichneten Muskelverschiebungen ihre nach hinten gerichteten Krümmungen ausführen, nehmen die Muskelansätze anfangs nicht gleich in ihrer ganzen Länge auf, sondern wirken zunächst am meisten durch die in die sehnigen Scheidewände hineinwachsenden Rippenfortsätze. In der Folge entwickeln sich zwischen je zwei benachbarten Rippenfortsätzen, so weit dieselben die Stammmuskulatur durchsetzen, dünne bindegewebige Brücken; von den Rippenfortsätzen des 9. und 10. Wirbels ziehen sie sich zum Steissbein in seiner ganzen Länge hinüber, laufen also an seinem Ende spitz aus. Alle diese aponeurotischen Ausbreitungen bilden in ihrer Verbindung mit den Rippenfortsätzen auf beiden Seiten der eigentlichen Wirbelsäule eine horizontale Platte, welche die vorher durch die Seitenlinie nur angedeutete Scheidung der Stammmuskelmasse in eine obere und eine untere Lage thatsächlich und vollständig ausführt*. Jede derselben ist zunächst freilich nur mit einer Fläche an den Rippenfortsatz befestigt, während die grosse Masse der Muskelfasern einen andern Halt als die aufrechten Scheidewände noch entbehrt. Im Verlaufe des

* Die für die Anurenlarven bezeichnende beiderseitige starke Aufblähung des Bauches, zwischen welche der Rückentheil etwas einsinkt, verdeckt in der Seitenansicht die unter den Rippenfortsätzen befindliche Muskellage vollständig (*vgl. Taf. XVIII Fig. 325, Taf. XIX Fig. 338–340*).

späteren Larvenlebens verändert sich dieser Zustand. Während die ganzen Wirbelbögen von oben her etwas zusammengedrückt werden, die Rippenfortsätze sich nahezu horizontal stellen und an Länge zunehmen, wird die Masse der oberen Muskelhälften aus der Höhe in die Breite umgelagert: die lateralen Theile verschieben sich mit den wachsenden Rippenfortsätzen nach aussen und vermehren dabei ihre Befestigungspunkte längs derselben, die oberen Theile legen sich aber medianwärts auf die Wirbelbögen um und verbinden sich mit diesen in der ganzen Breite ihrer medialen Fläche. Die untere Lage der Stammuskeln wird auf ähnliche Weise und in dem Masse, als die embryonalen Wirbelkörper von unten her sich abplatten, ebenfalls flacher und breiter und zuletzt in ihrer ganzen Masse unter die Rippenfortsätze verschoben, mit welchen allein sie verbunden bleibt. Bei dieser Umbildung der Muskelplatten sind natürlich auch ihre aufrechten Scheidewände bedeutend reducirt und längs der Rippenfortsätze und Wirbelbögen in breite, platte Sehnen verwandelt, welche in ihrer ganzen Ausbreitung mit jenen Skelettheilen zusammenhängen. Nur an den oberflächlichen Schichten der oberen Lage werden die Sehnen nicht unmittelbar an die Wirbelbögen befestigt, sondern bleiben entweder als freie Sehnen in den Verlauf der oberflächlichen Muskelmasse eingeschaltet oder verschwinden ganz, wodurch die vorher getrennten Muskelabschnitte kontinuirlich zusammenfliessen. Dies tritt insbesondere hinter dem 9. Wirbel in der ganzen Masse der daselbst erhalten bleibenden Stammuskeln ein, wozu etwa 3—4 Segmente beitragen. Verfolgt man die weitere Umbildung der ganzen in Rede stehenden Muskulatur der Wirbelsäule bis zum vollkommen fertigen Zustande, so ergibt sich, dass aus der oberflächlichen, mit den Inscriptiones tendineae versehenen Muskelmasse der lange Rückenmuskel (M. longissimus dorsi Ecker Nr. 90 S. 86—88), aus den tieferen Schichten der oberen Lage die Mm. intercrurales und intertransversarii superiores, endlich aus der ganzen unteren Stammuskellage die Mm. intertransversarii inferiores hervorgehen. Hinter dem 9. Wirbel bleiben die Fortsetzungen der Mm. intertransversarii gleichfalls für immer und zwar durch die genannte dreieckige Bindegewebsplatte in eine obere und eine untere Portion getrennt. Die erstere verbindet sich mit der Fortsetzung der Mm. intercrurales zum M. coccygeosacralis; in der andern oder dem Ende der unteren Stammuskellage stellt sich der Faserverlauf allmählich schräg nach aussen und abwärts, sodass endlich die vorderen Muskelenden am Hüftbein und die hinteren am Steissbein sich befestigen: so entsteht der M. coccygeo-iliacus. An den Mm.

intertransversarii vom 2.—9. Wirbel erhält sich die Zweitheilung nicht so deutlich, weil die Richtung des Faserverlaufs in beiden Lagen dieselbe bleibt; daher wird von den Anatomen nur eine Lage unterschieden (Ecker a. a. O.). Ebenso muss man mit Rücksicht auf die wenngleich vorübergehende Gliederung der Rippenfortsätze auch bei unserem Thiere die äusseren, an die Rippen befestigten Theile der bezeichneten Muskeln als von den eigentlichen Mm. intertransversarii nicht deutlich gesonderte Mm. intercostales superiores et inferiores betrachten. — Vor dem 2. Wirbel verschmächtigt sich die dorsale Muskelmasse beim Uebergange in den Kopf so rasch, dass sie dort vollständig unter das Hinterhirn, also unter die Stelle zu liegen kommt, wo sich später das eigentliche Stammskelet des Hinterkopfes (hintere Schädelbasis) bildet (*Taf. XVI Fig. 303*). Während der Entwickelung des letzteren zieht sich jener Muskelstrang stetig zurück und wird dabei unter Verschmelzung der früheren Segmentgrenzen zu einem kleinen Muskelbündel reducirt, welches, da der 1. Wirbel einen Rippenfortsatz nicht besitzt, vom 2. Wirbel direkt zur Schädelbasis hinzieht (*Taf. XIX Fig. 343*). Die Wurzel des N. vagus lag schon ursprünglich über und nach aussen von diesem Muskel, ohne von einem anderen bedeckt zu sein (*Taf. XV. Fig. 375*). Wenn sie nun später zwischen zwei Muskeln hervorkommt, welche vom 1. Rippenfortsatze nach vorn divergiren, so ist nur der untere, der von Ecker sogenannte M. intertransversarius capitis inferior, dem ursprünglichen Muskelstrange zu vergleichen, der M. intertransversarius capitis superior aber als ein nachträglich vorgeschobener Zipfel von der 2. Muskelplatte des Rumpfes anzusehen, gerade so wie die vordersten Mm. intercrurales auf das Schädeldach hinübergreifen (*Taf. XVIII Fig. 331*). — Mit der geschilderten Anordnung ist die Entwickelungsgeschichte der aus den Stammsegmenten oder dem Rückentheile der inneren Segmentschicht hervorgehenden Muskeln erschöpft, und ich wende mich nun zum Bauchtheile dieser Embryonalanlage.

Nachdem die Stammuskeln sich oben von der übrigen Masse der Segmente abgesondert haben, erkennt man den indifferenten Rest der inneren Segmentschicht leicht in der noch kompakten Masse, welche gerade unter jenen Muskeln den ganzen Raum zwischen ihnen, dem Darmblatte, der Gekrösefalte und dem aus dem Parietalblatte unterdessen entwickelten Urnierengange einnimmt und nach aussen an die äussere Segmentschicht anstösst (*Taf. XIII Fig. 241*). Indem sie in Gemeinschaft mit dieser sich abwärts ausbreitet, ver-

liert sich auch ihre Verdickung unter den Stammuskeln und macht einer dünnen Lage von lockerem interstitiellen Bildungsgewebe Platz, welche wegen ihrer histiologischen Uebereinstimmung mit dem inneren Segmentblatte nunmehr als eine unmittelbare Fortsetzung desselben erscheint (*Taf. XIII Fig. 238, Taf. XIV Fig. 263—265, Taf. XV Fig. 279—281*). In dem eigentlichen Bauchtheile ist die innere Segmentschicht ebenso wie die äussere sehr dünn und liegt dieser wie dem Parietalblatte eng an; es wird daher in kurzer Zeit eine Unterscheidung dieser Embryonalanlagen an Durchschnitten sehr schwierig, und muss ihre fernere Entwickelung von der Fläche her studirt werden. Zu diesem Zwecke löse ich die beiden Segmentschichten an ganz jungen Larven von 6—7 Mm. voller Länge längs des ganzen Rückens ab und untersuche sie dann entweder isolirt oder beide zusammen, was bei dem netzförmig durchbrochenen Gewebe keine Schwierigkeiten macht. Da man ferner aus den Durchschnitten ersieht, dass zwischen dem Parietalblatte und der inneren Segmentschicht sich sehr früh Pigmentzellen eindrängen, so liefert dieser Umstand ein bequemes Merkmal, um in zweifelhaften Fällen die Grenzen jener Theile auch in der Flächenansicht zu bestimmen (*Taf. XVII Fig. 307—311*). So fand ich, dass, während die indifferenten, rundlichen Zellen der äusseren Segmentschicht sehr bald auseinanderrücken, um nur durch schmale Brücken in Verbindung zu bleiben, die Elemente der inneren Schicht anfangs dichter zusammenstehen und wahrscheinlich desshalb auch die segmentalen Abtheilungen aufrecht erhalten, welche in der äusseren Segmentschicht sehr bald verloren gehen. Dabei strecken sich jene Zellen der inneren Schicht in horizontaler Richtung, sodass sie den queren Abtheilungen ein streifiges Ansehen verleihen (*Taf. XX. Fig. 356*). Zu derselben Zeit verwandelt sich aber die Gestalt des ganzen Bauchtheils der Larve: vorher schmal und lang, wird er nun durch die eigenthümliche Entwickelung des Darms weit breiter und scheinbar kürzer. Dies hängt so zusammen, dass, während früher die Darmanlage mit der unmittelbar sich ihr anschliessenden Dotterzellenmasse einen kompakten und schmalen, aber vom Kopfe bis zum After gleichmässigen Körper bildete, in der ersten Larvenperiode das absteigende Ende des Darmkanals, der künftige Mastdarm, sich von der Dotterzellenmasse trennt und verschmächtigt, die letztere aber sich unter dem Mitteldarme zusammenzieht, dessen weitere Entwickelung und die zugleich sich verschiebenden übrigen Eingeweide einen grösseren, annähernd kugeligen Raum beanspruchen, welcher allein von den Segmentschichten umhüllt wird und desshalb auch

allein als Bauchtheil imponirt, ausserhalb dessen der dahinter befindliche Mastdarm zu liegen kommt (*Taf. II Fig. 38*, *Taf. XXI Fig. 372*, *Taf. XIII*, *XIV*, *XX*). Es ist leicht verständlich, dass die Segmentschichten bei dieser Umbildung des Bauchtheils einmal dessen hintere Einschnürung zuerst vollständig umwachsen und andererseits im Bereiche seiner starken Erweiterung einer entsprechenden Dehnung ausgesetzt sind. Diese zieht das streifige, vorher ziemlich dichte Gewebe in den segmentalen Abtheilungen der inneren Segmentschicht auseinander und ermöglicht dadurch, seine histiologische Entwickelung bequem zu verfolgen. Die länglichen Zellen verwandeln sich nämlich in kurzer Zeit in eine dünne Muskelschicht, deren Fasern der Körperaxe parallel verlaufen; wo sie aber etwas dichter liegen, ist es unmöglich die Einzelheiten ihrer Entwickelung klar zu erkennen, sodass man leicht geneigt sein möchte, dieselbe derjenigen in den Stammuskeln analog anzunehmen. Die der Untersuchung günstigeren, weit auseinander gezogenen Stellen des Gewebes lehren aber, dass jede durch die Breite je einer segmentalen Abtheilung verlaufende Muskelfaser nicht aus einer, sondern aus mehreren Zellen hervorgeht (*Taf. XI Fig. 206*). Sie erhalten alsbald eine spindelförmige Gestalt und legen sich dann meist so aneinander, dass ein Zellenbauch sich je an die dünnen Enden der vorausgehenden und nachfolgenden Zelle anschmiegt. Die Endzellen, welche einen solchen Strang an den Grenzen der segmentalen Abtheilung abschliessen, laufen dort breit aus und verbinden sich mit der Anlage des Sehnenstreifens oder direkt mit den ähnlichen Zellensträngen der benachbarten Abtheilung. Da nun solche Stränge aneinandergefügter Spindelzellen an den am meisten ausgedehnten Stellen des Gewebes beinahe immer isolirt und nur durch dünne Substanzbrücken mit den benachbarten verbunden erscheinen, so ist es nicht schwer, ihre Verschmelzung zu einer vielkernigen platten Faser nachzuweisen. Gegen die Ausbildung der einzelnen Zellen zu ebenso vielen Muskelfasern, in der Weise wie es bei den Stammuskeln der Fall ist, spricht schon der Umstand, dass die Anzahl der eben fertig gewordenen Muskelfasern mit derjenigen der Zellenstränge durchaus übereinstimmt, während andernfalls die erstere ganz bedeutend überwiegen müsste. Wenn daher das undichte Gitterwerk des eben hergestellten Bauchmuskels später zu einer kompakten Schicht wird, so ist dies aus einer Neubildung durch nachträglich eingeführte Bildungszellen zu erklären. Die Verbindungsfäden, durch welche die Zellenstränge anfangs zusammenhängen, und die wellenförmigen Umrisse der letzteren verlieren sich in dem Masse, als dieselben sich in band-

förmige Muskelfasern verwandelt. Während dieser Umbildung verwandelt sich ihre Dottersubstanz in ähnlicher Weise wie in den Stammuskeln: erst schwindet ein Theil der Dotterplättchen, dann erscheint ein schmaler einseitiger Saum von quergestreifter Muskelsubstanz, endlich ist die ganze Dottersubstanz durch Muskelmasse ersetzt. Eine wesentliche Vermehrung der Kerne erfolgt wohl kaum, da dieselben bereits von Anfang an in jeder Muskelfaser zahlreich vorhanden sind; über ihr Hineinwachsen in die Muskelsubstanz habe ich an den Bauchmuskeln keine Erfahrungen gemacht. Alle übrigen Gewebe, welche an ihnen später vorkommen, als Nerven, Bindegewebe, Gefässe, kann ich von der ursprünglichen Segmentschicht nicht ableiten, da ich die letztere vollständig in die Muskeln aufgehen sehe; ich muss daher die Entstehung jener Gewebe auf nachträglich eingewanderte Bildungszellen zurückführen.

Ebenso wie die eben beschriebenen entstehen alle Muskeln des Bauches, der Extremitäten und des Kopfes, ausgenommen die direkte Fortsetzung der Stammuskeln in dem letzteren, während die Augenmuskeln, welche, wie ich zeigen werde, ebenfalls den Stammuskeln homolog sind, in der zuletzt geschilderten Weise sich entwickeln. Der einzige unwesentliche Unterschied zwischen allen diesen Muskeln besteht darin, dass die später gebildeten nicht aus dotterhaltigen Embryonal- oder Dotterbildungszellen, sondern aus protoplasmatischen Bildungszellen hervorgehen (*Taf. XI Fig. 207*). Wenn also eine zweifache, auf den ersten Blick nicht unerheblich unterschiedene Bildungsweise der gesammten der Willkür unterworfenen Muskulatur besteht, ohne dass die betreffenden Muskeln nach ihrem Ursprunge oder ihrem späteren Verhalten irgendwie in zweierlei Formen zerfielen, so wird man unwillkürlich an das ähnliche Verhältniss bei der Knorpelbildung erinnert und aufgefordert, auch für die Muskeln die Ursachen der Verschiedenheit in äusseren, nebensächlichen Momenten zu suchen. Allerdings mag es vielleicht nahe liegen, den Muskelfasern selbst einen verschiedenen Formwerth zuzuschreiben, indem man die einen als einzellige, die anderen als mehrzellige betrachtet. Von einem auf die Bildungszellen bezüglichen Formwerthe der Gewebselemente kann aber wie ich glaube nur die Rede sein, wenn eine Kontinuität der Formentwickelung besteht; in den Anlagen der Muskelfasern geht aber der individuelle Formbestand der Bildungszellen, ob es nun eine oder mehrere verschmolzene sind, verloren, indem sowohl der Kern aus dem Protoplasma hervortritt, als auch dieses in diskrete Elementartheile zerfällt. Die Bildungszellen überliefern also den fertigen Muskelfasern nichts von ihrem Formbestande, sondern

gewähren nur das Substrat zu wirklichen Neubildungen. Die Ein- oder Mehrzelligkeit der Anlagen hat folglich für die Muskelfasern gar keine morphologische Bedeutung und lässt sich wahrscheinlich ähnlich wie die zweifache Knorpelbildung auf die verschiedenen Entwickelungsperioden und Körperregionen beziehen, in denen die Bildung vor sich geht.

Ich kehre zu dem segmentirten Bauchmuskel zurück, welcher der späteren Verhältnisse wegen der mittlere heissen kann. Seine queren Streifen reichen, solange sie noch aus Zellensträngen bestehen, oben bis an die Stammuskeln, unten noch nicht bis an die mittlere Bauchlinie, sodass dort die beiderseitigen Ränder eine längliche Lücke einfassen, welche sich nach vorn erweitert, rückwärts aber spitz ausläuft, da die beiden Muskeln frühzeitig unter dem Mastdarme zusammenstossen, um dann denselben umgreifend hinter und über ihm aufzuhören (*Taf. XX Fig. 356*). Indem aber die Vorwölbung des Bauches namentlich an den Seiten beständig zunimmt, wird auch der mittlere Bauchmuskel stärker ausgedehnt; sein oberer Rand entfernt sich dabei in einer aufwärts konkaven Linie von den Stammuskeln, sodass sein hinteres Ende, welches einer Dehnung nicht ausgesetzt ist, gegen dieselben unter spitzem Winkel ausläuft, der mittlere Theil am weitesten von ihnen absteht, und der vordere sich ihnen wieder nähert (*Taf. XVIII Fig. 325. 326*). Zugleich sind, je höher hinauf, die Muskelfasern desto mehr auseinandergezogen und die segmentalen Abtheilungen durch Verschmelzung der Muskeln theilweise unkenntlich geworden; an der Bauchfläche und an beiden Enden liegen die Muskelfasern dichter und sind die queren Sehnenstreifen deutlicher. Ganz besondere Erwähnung verdient aber der vordere Abschnitt des mittleren Bauchmuskels. Da im Kopfe eine Ausbreitung der inneren Segmentschicht nach unten nicht stattfindet, so kann dort von einer ursprünglichen Fortsetzung jenes Bauchmuskels nicht die Rede sein; die Seitentheile der hinteren Kopfhälfte enthalten im ganzen Zungenbeingürtel und in den Kiemenbögen neben den Seitenplatten nur Erzeugnisse der oberen Segmentschicht, und in der Wand des unter dem Kiemenapparate gelegenen Perikardialsackes befindet sich anfangs nur das Parietalblatt (*Taf. VII, XIII, XIV*). Ferner ist aber die Kiemengegend nicht nur in Folge ihrer lateralen Vorwölbung durch eine Einschnürung vom Rumpfe abgesetzt, sondern auch in ihrem Innern die Kontinuität des mittleren Keimblattes durch die nach aussen hervorwachsenden Darmblattfalten unterbrochen, sodass der vordere Rand der Anlage des mittleren Bauchmuskels, soweit er in der Höhe jener Einschnürung oder der

nach vorn konkaven hinteren Kopfgrenze liegt, in seiner weiteren Ausbreitung aufgehalten wird (*Taf. XIV Fig. 254*, *Taf. XVII Fig. 307—309*). Anders liegen die Verhältnisse für den unteren Theil jenes Muskelrandes: Unter dem Kiemenapparat schliesst sich der von der Oberhaut unmittelbar bedeckte Perikardialsack mit allmählichem Uebergange an den dahinter liegenden, die Leber enthaltenden Bauchtheil an, wobei auch das perikardiale Parietalblatt kontinuirlich in die gleichnamige Unterlage des mittleren Bauchmuskels übergeht. Auf diesem ununterbrochenen Plan und begünstigt durch den lockeren Zusammenhang desselben mit der Oberhaut wächst nun unsere Muskelschicht dicht unter den Kiemenbögen den Perikardialsack umfassend nach vorn aus (*Taf. XVII Fig. 310*). Zur selben Zeit ist das 2. äussere Segmentpaar des Kopfes am Bauchtheile des Zungenbeinbogens noch nicht zur Vereinigung gekommen, sodass dort das betreffende Stück der Seitenplatte (Anlage der Zungenbeinhörner) in unmittelbarer Fortsetzung des perikardialen Parietalblattes ebenfalls nur ganz locker mit der Oberhaut zusammenhängt. Auf diese Weise wird dem auswachsenden Bauchmuskelstrange nahe der ventralen Mittellinie eine freie Bahn bis zum Unterkieferbogen eröffnet (*Taf. XV, XVII*). In Folge der starken Aufblähung des Bauches konvergiren beide Stränge schon am Perikardialsacke, werden aber von dessen unterer Vorwölbung auseinandergehalten; sobald er sich später aus dem Bereiche der Kiemengegend nach hinten zurückzieht, schliessen sie sich unter der letzteren ebenso zusammen, wie sie zwischen Zungenbein und Unterkiefer nebeneinander verlaufen (*Taf. XVIII Fig. 325. 326. 328*, *Taf. XX Fig. 348*). Endlich muss noch bemerkt werden, dass diesem unteren strangförmigen Vorderende des mittleren Bauchmuskels später auch dessen obere Randtheile sich anschliessen, indem durch das Zusammenfallen der ursprünglich weit offenen Schlundhöhle die bogenförmige hintere Grenze des ventralen Kopftheils, wo jener Rand aufhörte, zu einer ganz flachen, beinahe horizontalen wird, worauf die betreffenden Muskelenden konvergirend sich zusammenschieben und dem unteren Strange anschmiegen. Auf diese Weise wird die bereits erwähnte Einbeziehung des Perikardialsackes in den eigentlichen Bauchtheil ausgeführt und erscheint der in der Längsrichtung verlaufende mittlere Bauchmuskel auch dort, wo er ursprünglich nicht angelegt war, an der Bauchseite der Kopfregion. Da dieser sein Kopftheil nur aus einer excessiven Verlängerung der in der vorderen Bauchwand schon vorher bestandenen Anlage hervorgeht, so kann man auch nicht annehmen, dass durch ihn die segmentalen Abtheilungen des mittleren

Bauchmuskels vermehrt seien. Wie viele derselben aber an der Verlängerung theilnehmen, ist desshalb nicht leicht zu entscheiden, weil der ganze Muskel sich von den Stammmuskeln entfernt und seine vorderen Segmentgrenzen schwinden, ehe man eine solche Untersuchung an dem enthäuteten, sonst aber intakten Larvenkörper vornehmen kann. Sobald derselbe die dazu nöthige Grösse erreicht hat, findet man nämlich nur noch sechs Sehnenstreifen, welche der Ausdehnung der Bauchwand entsprechend in grösseren Abständen als die Scheidewände der dorsalen Muskelplatten, jedoch gleich weit von einander entfernt ohngefähr die hinteren zwei Drittheile des Bauchmuskels vom unteren Rande bis zur halben Breite durchziehen, während das vordere Drittheil bis zum Zungenbeinknorpel ununterbrochen verläuft, dort aber von der vorderen schmalen Verlängerung nur durch eine nachträgliche Verbindung mit diesem Skelettheile geschieden wird, welche also mit einer segmentalen Grenze nichts zu thun hat (*Taf. XVIII—XX*). Immerhin lässt sich die ursprüngliche Anzahl der segmentalen Abtheilungen des Bauchmuskels bestimmen, sobald man die Nerven des Rumpfes topographisch darstellen kann, was schon an Larven aus dem Anfange der zweiten Periode gelingt. Die Nerven, welche dem mittleren Bauchmuskel unmittelbar aufliegend, vom Rücken her ziemlich gerade abwärts ziehen, sind die Fortsetzungen der an der Innenfläche der dorsalen Muskelplatten gebildeten Nervenstämme, sodass jedem derselben eine Abtheilung des Bauchmuskels entsprechen muss. Allerdings verlaufen jene Nerven meist etwas unregelmässig und werden wohl ebenso wie der Muskel selbst durch die starke Ausdehnung des Bauches verschoben* (*Fig. 325. 326*). Doch sah ich den Nerv, welcher zu der 5. dorsalen Muskelplatte gehört, beständig in die Abtheilung eintreten, welche von dem 2. und 3. Sehnenstreifen begrenzt wird; und wenn die Richtung der hinteren Nerven einigermassen regelmässig erscheint, so folgen sie der von jenem ersteren angedeuteten Ordnung. Hat man dies einmal festgestellt, so ergibt sich die weitere Bestimmung von selbst: der erste Sehnenstreif entspricht alsdann der 3. Scheidewand der dorsalen Muskelplatten, mithin sind vor ihm zwei Sehnenstreifen verloren gegangen und drei Abtheilungen verschmolzen, womit die zugehörigen zwei ersten Rumpfnerven insofern stimmen, als an der ersten dorsalen Muskelplatte überhaupt

* An Tritonenlarven, deren Bauch niemals so aufgetrieben wird wie bei den Larven der ungeschwänzten Batrachier, verlaufen die Bauchnerven regelmässig längs der ihnen entsprechenden queren Abtheilungen des mittleren Bauchmuskels (*Fig. 341*).

kein Nervenstamm sich entwickelt. — Während der Metamorphose bildet sich im zweiten Sehnenstreifen ein länglicher Knorpel, welcher mit dem anderseitigen nach vorn konvergirend in der Medianebene zusammenstösst und zu einem winkelig gebogenen, bauchrippenähnlichen Stücke verschmilzt (*Fig. 343. 348. 349*). Durch dieses wird nun die ganze Ausbreitung des mittleren Bauchmuskels ganz natürlich in eine vordere und eine hintere Hälfte geschieden, von denen die erstere vier, die andere scheinbar fünf, wahrscheinlich aber sieben segmentalen Abtheilungen entspricht. Die letzte Abtheilung darf man nämlich mit Rücksicht auf die Zahl der über sie hinziehenden Spinalnerven (der 8. 9. 10.) als aus drei segmentalen Abschnitten zusammengesetzt auffassen, deren Scheidegrenzen entweder sich gar nicht ausbilden oder sehr frühzeitig schwinden (*Fig. 326*). Die weitere allgemeine Veränderung des ganzen Muskels besteht darin, dass er sich gegen das Ende der Larvenzeit bedeutend nach unten zusammenzieht und dabei verdickt, sodass er von den Seiten des Körpers ganz verschwindet und nur der Bauchfläche angehört (*Fig. 343*). In der hinteren Hälfte bleiben die vier Sehnenstreifen und fünf Abtheilungen zunächst bestehen; indem aber auf der letzten Abtheilung jederseits eine Hälfte des Beckengürtels sich entwickelt und hinabwachsend in der Bucht zwischen dem Mastdarm und dem eigentlichen Bauchsacke mit der anderseitigen zusammenstösst, verbindet sich der vordere Beckenrand mit dem hintersten Sehnenstreifen, sodass für die Bauchwand im engeren Sinne, zwischen den beiden Extremitätengürteln jederseits nur vier Abtheilungen übrig bleiben, welche je die Hälfte des M. rectus abdominis darstellen (*Fig. 325. 326. 339. 343*). Der vordere Theil der letzten Abtheilung, welcher vom Beckengürtel unmittelbar umschlossen wird, atrophirt in der Folge; die dahinter befindlichen Fasern, welche den Mastdarm umgreifen, verwandeln sich dadurch, dass sein nacktes, durch die Schwanzflosse verlaufendes Ende während der Atrophie der letzteren sich aufwärts zurückzieht, zu einer Art von Sphincter ani, welcher aber wegen seiner Befestigung viel passender M. ischio-coccygeus (Dugès Nr. 13 S. 126) genannt wird. — Die vordere Hälfte des mittleren Bauchmuskels sondert sich in Folge der bereits erwähnten Befestigung am Zungenbeine in zwei Abschnitte: der vordere, welcher am Zungenbeinkörper lateralwärts von dem hinteren befestigt ist, wird zum M. genio-hyoideus, der hintere Abschnitt, welcher als Fortsetzung des M. rectus abdominis von dem bauchrippenähnlichen Skeletstücke verhältnissmässig breit entspringt und darauf gegen seine Insertionsstelle sich stark zusammenzieht, ist der mit einer Inscriptio tendinea versehene M. sterno-hyoideus (*Fig.*

328. 348. 356). Da sein Vorderrand ursprünglich hinter dem Kiemenapparate schräg unter denselben hinabstieg, also die oberen Theile kürzer sind als die unteren, so wird auch bei der Zusammenschiebung der Muskel selbst wohl schmäler, aber sein Ende nicht gleichmässig, sondern schräg zugespitzt, sodass seine frühere breite Insertion an der ventralen und hinteren Seite des Kiemenapparates oder dem Zungenbeine nicht aufgehoben, sondern nur horizontal gestellt wird und an der Seite des Muskelendes verläuft. Abzweigungen dieses M. sterno-hyoideus habe ich nicht finden können; und da die Ansicht Henle's (die Muskellehre des Menschen 1858 S. 116), dass der vordere Bauch des M. omo-hyoideus des Menschen ein dem M. sterno-hyoideus homologer Muskel sei, durch anatomische Thatsachen begründet erscheint, so bemerke ich dagegen, dass der M. omo-hyoideus unseres Thieres keine gemeinsame Anlage mit dem M. sterno-hyoideus besitzt, sondern noch bevor der letztere sich in der bezeichneten Weise zusammengezogen, auf demselben und dessen Insertionsrande parallel dicht hinter dem M. hypoglossus als Neubildung entsteht, was man an seinen noch unentwickelten Fasern erkennt (*Fig. 342. 348*). Diese Entwickelung beweist, dass der M. omo-hyoideus gar nicht aus der inneren Segmentschicht, sondern aus der dieselbe deckenden äusseren Segmentschicht hervorgeht; und obwohl ich wegen seiner anfänglichen Zartheit nicht nachweisen konnte, dass er vom Schultergürtel hervorwächst, so ist dies doch leicht möglich, da ich erkannt habe, dass die übrigen von den Extremitäten ausstrahlenden Muskeln ihre Anheftungspunkte am Kopfe und Rumpfe erst allmählich erreichen.

Viel später als die Differenzirung der inneren Segmentschicht beginnt die Muskelentwickelung in der äusseren Segmentschicht. Bevor sie aber bemerkbar wird, hat in der letztgenannten Schicht ein anderer Vorgang Platz gegriffen — die Entwickelung der Rumpfglieder. Ihre ersten Anlagen sind ganz beschränkte hügelartige Wucherungen der noch indifferenten äusseren Segmentschicht, welche unmittelbar unter der Oberhaut liegen. Sie entstehen ohngefähr gleichzeitig gegen das Ende der ersten Larvenperiode jederseits an beiden Enden des Rumpfes, und zwar vorn ziemlich hoch am Eingange in die hinter den Kiemen befindliche Tasche und zur Seite der an der Innenfläche der Bauchwand gelegenen Urniere, hinten auf dem letzten Abschnitte des mittlern Bauchmuskels, wo nach innen die Trennung des Parietal- und des Visceralblattes oder die Anlage der Bauchhöhle aufhört (*Taf. XVI Fig. 299, Taf. XVII Fig. 319*). An diesen Stellen geht die ganze äussere Segmentschicht in jene Anlagen

auf; und da dieselben den Rumpf in querer Richtung umwachsen, ehe eine allgemeine Umbildung der übrigen Theile der Segmentschicht eingetreten ist, so werden diese in drei Abschnitte geschieden, in den kleineren vorderen, welcher zwischen dem Kopf- und dem Schultergürtel in der mehrfach genannten Tasche liegt, in den grösseren mittleren Abschnitt, welcher zwischen beiden Gliedergürteln die Hauptmasse des Bauches umgreift, und endlich in den an den Beckengürtel sich anschliessenden Schwanztheil, welcher aber bloss die bindegewebige Bedeckung der Stammuskelplatten liefert und daher hier nicht weiter zur Sprache kommt. Auch auf die Entwickelung der Gliedmassen werde ich nur soweit eingehen, als mir nöthig erscheint, um die genetisch ihnen zugehörigen Theile von den übrigen Körpertheilen abzugrenzen, d. h. es sollen nur ihre Beziehungen zum Rumpfe erörtert, die vollständige Ausarbeitung ihrer Anlagen aber, insbesondere der aus dem Rumpfe frei hervorwachsenden Theile ganz übergangen werden. Mich leitet bei dieser Beschränkung meiner Aufgabe die Ueberzeugung, dass, wenn auch die Entwickelung der Glieder einen für das spätere Leben sehr wichtigen Theil der Gesammtentwickelung zum Ausdruck bringt, dennoch der allgemeinere typische Werth desselben bisher viel zu hoch angeschlagen wird. Mit Rücksicht darauf, dass die Gliedmassen bis in die Reihe der Amnioten hinauf vollständig fehlen können, ferner oft in engeren, mehr oder weniger verwandten Kreisen eine ansehnlich wechselnde Ausbildung zeigen, müsste sie schon der Anatom aus der Reihe allgemein typischer Theile streichen. Die Entwickelungsgeschichte bestätigt aber diese Auffassung; die späte Entstehung der Rumpfglieder als letzte morphologische Anlagen hindert sie, in den durch die Embryonalentwickelung begründeten Typus einzugreifen oder ihn nachträglich abzuändern, und lässt sie als Anpassungen der äusseren Segmentschicht an die schon bestehende Organisation des Rumpfes erscheinen. Indem die Bildung der Gliedmassen auf diese Weise wesentlich auf das mannigfach wechselnde Moment der Gesammtökonomie des übrigen Bewegungsapparats zurückgeführt werden muss, ergibt sich auch ihr beschränkter typischer Werth; in einer Geschichte des allgemeinen Aufbaues der Wirbelthiere spielen sie nur eine Rolle als quere Gürtelabschnitte der äusseren Segmentschicht, die Ausbildung der freien Aussenglieder gehört aber dort nicht mehr hinein.

Die Anlagen der vorderen und der hinteren Gliedmassen entwickeln sich im allgemeinen gleichartig. Es sind kompakte Wucherungen der äusseren Segmentschicht, hervorgerufen durch massenhafte Einwanderung von Dotterbildungszellen, für deren beschränkte Ablagerung jedoch eine Ursache sich

nicht erkennen lässt; nachdem sie zu kleinen Hügelchen angewachsen, entwickeln sich von der Aorta her ansehnliche zuführende Blutkanäle, welchen die weitere Vermehrung des Bildungsstoffes offenbar zuzuschreiben ist. Darauf breiten sich die dem mittleren Bauchmuskel aufliegenden Zellenmassen nach oben und unten aus, um den Gürtel herzustellen, während die frei hervortretenden Aussenglieder ohngefähr aus der Mitte jeder Gürtelhälfte (Schultergürtel) oder etwas tiefer (Beckengürtel) hervorsprossen. — Die durch das Schultergelenk geschiedenen dorsalen und ventralen Abschnitte des Schultergürtels sind insofern gleichartig gebildet, als sie von der Verbindungsstelle aus sich auf- und abwärts verbreitern, dort bis über die Stammuskeln, hier bis zur mittleren Bauchlinie hinab. Der dorsale Theil enthält zwischen einer äusseren und einer inneren Muskellage das knorpelige Schulterblatt; die von diesem oder dem Oberarm entspringenden, zur Verbindung mit dem Rumpfe bestimmten Muskeln sind anfangs sehr zart, aber von vornherein so angelegt, dass ihre Richtungen entsprechend der Gestalt des ganzen vom Schultergelenke aufwärts sich verbreiternden Gürteltheils nach oben, vorn und hinten ausstrahlen (*Fig. 325. 342*). An der Aussenfläche des Schulterblattes liegt nur ein zum Rumpfe hinziehender Muskel, der M. latissimus dorsi, welcher bei unserem Thiere aus der bandartig dünnen und schmalen Anlage sich zu ganz besonderer Mächtigkeit entwickelt und rückwärts bis gegen die Schwanzwurzel über den Rücken ausstrahlend in dieser Ausbreitung alle übrigen Wurzeln bedeckt, also auch den M. obliquus abdominis externus, welcher aus dem breiten Mitteltheile der äusseren Segmentschicht entstand. Ich hebe dies hervor, weil der letztgenannte Muskel beim Frosche mit seinem vorderen Rande den hintern Rand des M. latissimus dorsi deckt, wie es bereits Ecker richtig angab (Nr. 90 S. 81). Die übrigen Muskeln, welche den dorsalen Theil des Schultergürtels mit dem übrigen Körper verbinden, entspringen meist an der Innenfläche, einzelne von den Rändern des Schulterblattes, um nach dem Kopfe und nach der Wirbelsäule auszuwachsen und sich dort zu befestigen (vgl. Ecker Nr. 90 S. 84. 85. 89—91). Nur der M. sterno-cleido-mastoideus macht davon eine Ausnahme, indem er gar nicht aus der Anlage des Schultergürtels hervorgeht, sondern im Anschlusse an die äusseren Segmentstreifen des Kopfes aus dem vordersten Rumpfabschnitte der äussersten Segmentschicht selbstständig sich entwickelt (vgl. S. 218). Daher sieht man ihn vom Hinterkopfe rückwärts und abwärts gegen die Stelle verlaufen, wo die Urniere durch die dünne Bauchwand durchschimmert, und dort ohne eigentliche Befestigung endigen, solange die dicht an

diesem seinen Ende hervorsprossenden vorderen Extremitäten noch die Gestalt von ganz indifferenten Wärzchen zeigen (*Taf. XVI Fig. 299—301*). Die Verbindung des M. sterno-cleido-mastoideus mit dem Schulterblatte ist also keine ursprüngliche, sondern tritt erst später ein. — Vom Schulterblatte selbst will ich noch die eigenthümliche Entwickelung des Periostal- oder Deckknochens auf der oberen knorpeligen Hälfte (Suprascapulare) erwähnen (*Taf. XX Fig. 349*). Diese Knochenanlage ist durch eine quere Streifung der Oberfläche angedeutet und besteht aus genau zusammengefügten spindelförmigen Bildungszellen, welche miteinander verschmelzen, worauf die Grundsubstanz so verknöchert, dass um die Kerne eine zellenartige Zone übrig bleibt. Die Analogie dieser Knochenbildung mit der von mir geschilderten Knorpelentwickelung ergibt sich von selbst.

Im ventralen Abschnitte des Schultergürtels liegt das Skeletstück zu innerst, unmittelbar auf dem M. sterno-hyoideus; aussen bedecken es die vom Oberarm her gegen die mittlere Bauchlinie ausstrahlenden Brustmuskeln (*Taf. XX Fig. 348—351*). Jenes Skeletstück besteht anfangs aus einem querverlaufenden Knorpelrahmen mit schmaler vorderer und hinterer Leiste und einer breiten, ihre medialen Enden verbindenden Platte, welche ich mit Bezug auf die von ihr eingenommene Brustbeingegend die Sternalplatte des Schultergürtels nennen will. Die hintere Leiste verknöchert vollständig und wird so zum Coracoideum; an der vorderen Leiste bildet sich nur ein Deckknochen, welcher sie von vorn her halbrinnenförmig umgibt, mit seinem medialen Ende jedoch auf die Bauchfläche der Sternalplatte übergreift und dort platt ausläuft. Ich halte diesen Deckknochen nebst dem darunter befindlichen Knorpel für gleichwerthig einem Schlüsselbeine, sodass die Sternalplatte den gemeinsamen Brustbeinantheil des Schlüsselbeins und des Korakoids darstellte. Diese Sternalplatte ist flach und breit, ihr medialer Rand konvex gebogen; indem die beiderseitigen Platten nach unten vorrücken, sich also einander nähern, entwickelt sich ein breites festes Band, welches vom bauchrippenähnlichen Knorpel entspringt und sich überwiegend am Rande der rechten Sternalplatte, theilweise auch an der linken befestigt. Nachdem die Sternalplatten die Mittellinie des Bauches erreicht, überschreiten sie dieselbe, wobei die rechtsseitige Platte sich von unten her über die linksseitige schiebt* und das Band sich zwischen beide Theile legt. Uebrigens verbinden sich die beiden vorderen Ecken der Sternalplatten fest miteinander,

* Dies scheint mir die Regel zu sein, obwohl auch das umgekehrte Verhältniss vorkommt.

sodass die Verschiebungen der letzteren als Drehungen um jenen festen Punkt erscheinen. Das Band besteht anfangs aus einem indifferenten Bildungsgewebe, in welchem die ursprünglichen Zellen in bekannter Weise untergingen, sodass freie Kerne in einer leichtgestreiften Grundsubstanz eingebettet liegen (*Fig. 350*). Zum grössten Theile geht es in Bindegewebe über; zwischen der Bauchrippe und den Sternalplatten entsteht jederseits frühzeitig eine Verdichtung in jenem Bildungsgewebe, woraus endlich ein länglich-rundes Knorpelplättchen hervorgeht (*Fig. 349*). Beide Knorpelstückchen stossen in der Medianebene zusammen und verschmelzen zuletzt noch mit der Spitze des Bauchrippenbogens; so entsteht jenes merkwürdige Skeletstück der Unken, dessen nach hinten divergirende Schenkel in die mittlere Bauchmuskellage eingesenkt sind, und dessen mediane Scheibe frei aus jener Muskelschicht vorragend von hinten her sich etwas über oder auch zwischen die Sternalplatten schiebt (*Fig. 351*). Diese Scheibe und theilweise auch das Band, durch welches sie an die rechte Sternalplatte geheftet ist, dienen einem Theil der beiden grossen Brustmuskeln zur Insertion, während von ihnen bedeckt jederseits ein schlanker Muskel von der hinteren Ecke der Sternalplatte schräg nach aussen und rückwärts zum Schenkel des Bauchrippenbogens zieht (*Fig. 348*). So sind die Sternalplatten unseres Thiers theils durch Muskel, theils durch ein Band mit der Bauchrippe des geraden Bauchmuskels verbunden; mit dem in jenem Bande enthaltenen Knorpelstücke hängen sie aber nicht unmittelbar zusammen. Um aber die Bedeutung desselben zu erkennen, habe ich Larven des grünen Frosches untersucht, und gefunden, dass der untere Knorpelrahmen ihres Schultergürtels gerade so wie bei der Unke beschaffen ist. In der Folge schieben sich aber ihre Sternalplatten nicht übereinander, sondern ihre medialen Ränder stossen in der Medianebene zusammen; von ihren vorderen und hinteren Rändern entspringt je eine aponeurotische Ausbreitung, welche vorn zur Linea alba der Mm. subhyoideus und submaxillaris hinzieht und einem Theile des M. sterno-radialis zur Insertion dient, hinten aber mit der Linea alba und demjenigen Sehnenstreifen des geraden Bauchmuskels sich verbindet, welcher der Bauchrippe der Unke entspricht. Am Ursprunge beider Aponeurosen entstehen nun Knorpelscheiben, welche sich den Sternalplatten anfügen und zu den als Epi- und Hyposternum unterschiedenen Skeletstücken werden. Es erhellt daraus, dass das mit den Sternalplatten stets nur mittelbar verbundene hintere Knorpelstück der Unke, freilich nur in seinem breiten Mittelstücke, d. h. mit Ausnahme der angefügten Bauchrippe, mit dem Hyposternum der Frösche übereinstimmt, dass

aber sowohl dieses wie das Episternum blosse Anhangsstücke der Sternalplatten des Schultergürtels sind, welche genetisch von diesen Platten durchaus getrennt werden müssen.

Von dem Beckengürtel habe ich schon angeführt, dass seine Hälften in der Bucht zwischen dem absteigenden Mastdarm und dem eigentlichen Bauche zusammenstossen (*Fig. 325*). Ihre dorsalen Abschnitte wachsen längs der Grenze zwischen den Stammuskeln und dem Bauche bogenförmig nach vorn aus, und zwar liegt in diesem anfangs sehr schmalen Substanzstreifen die Anlage des Darmbeins oben und medianwärts und reicht nur bis etwas über die Hälfte des Streifens, während die an der Seite des Darmbeins und unter ihm befindliche Muskelmasse (M. ileo-psoas und M. glutaeus) an seinem Vorderende durch den M. ileo-lumbaris (quadratus lumborum) fortgesetzt wird. Die bedeutende laterale Ausbreitung des Rippenfortsatzes vom 9. Wirbel bringt es mit sich, dass das Ende des Darmbeins nicht zur Seite des ersteren, sondern etwas unter seinem Rande liegt, während der M. ileo-lumbaris wieder seitlich von den Enden der Rippenfortsätze bis zum 4. Wirbel hinzieht und später sich an denselben befestigt (*Fig. 343*). An diesem oberflächlich und isolirt gelegenen Muskel kann man sich am leichtesten überzeugen, wie die von den Extremitätengürteln ausstrahlenden Muskeln nicht an der Stelle entstehen, wo sie sich später zeigen, sondern durch Hervorwachsen aus dem betreffenden Gliedergürtel dorthin gelangen. Zugleich lässt sich an dieser Muskelanlage gut beobachten, wie die sie zusammensetzenden Spindelzellen sich in Muskelfasern verwandeln, ohne die Masse des ganzen Muskels merklich zu vermehren, was natürlich nur bei einer Verschmelzung der bestehenden Zellenreihen zu den Fasern angeht, bei einem Auswachsen der einzelnen Zellen zu ebenso vielen langen Fasern unmöglich wäre (*Taf. XI Fig. 207*). Sehr bemerkenswerth ist an jenem Hervorwachsen und der späteren Lage des dorsalen Abschnittes vom Beckengürtel der Umstand, dass dieser aus der äusseren Segmentschicht hervorgegangene Theil unter Erzeugnisse der inneren Segmentschicht, nämlich die lateralen Ränder einiger Mm. intertransversarii zu liegen kommt; in der That ist aber die Abweichung von der ursprünglichen Anlage nicht so gross als es scheint, da die innere Segmentschicht vom Beckengürtel nicht wirklich durchbrochen wird, sondern durch die Trennung und Entfernung des mittleren Bauchmuskels von den Stammuskeln an der Grenze des Rückens ihre Muskelschicht verliert, an deren Stelle der vorgerückte Beckengürtel tritt und dabei etwas unter die Stammuskeln geräth, während die betreffenden Spinalnerven-

stämme die Kontinuität und ursprüngliche Lage der inneren Segmentschicht aufrechterhalten, da sie stets unter jenen Theilen des Beckengürtels liegen bleiben (*Taf. XIX Fig. 339*). — Ausser dem M. ileo-lumbaris gibt es nur noch einen Muskel, welcher vom Beckengürtel entspringend sich an der Wirbelsäule befestigt, der M. pyriformis (Ecker Nr. 90 S. 111).

Die ausserhalb der Gliedergürtel gelegenen, flach ausgebreiteten Rumpfabschnitte der äusseren Segmentschicht liefern die schon erwähnten Muskeln. In der dorsalen Hälfte des kleinen, durch den Rumpf und den Schultergürtel begrenzten Abschnittes entsteht der M. sterno-cleido-mastoideus, welcher aber richtiger M. scapulo-mastoideus genannt werden sollte (*Taf. XVI Fig. 300. 301, Taf. XVIII Fig. 325, Taf. XIX Fig. 339. 342*). In der ventralen Hälfte desselben Abschnittes liegt zunächst der M. omo-hyoideus, von welchem ich es unentschieden lassen muss, ob er als eine Ausstrahlung des Schultergürtels oder als selbstständige Differenzirung der äusseren Segmentschicht entsteht; dagegen muss die Aponeurose, welche die Sternalplatten und Schlüsselbeine mit dem hinteren Rande des M. submaxillaris verbindet, dessen Grundlage im Kopfe gleichfalls die äussere Segmentschicht ist, wegen dieser Lage und Verbindung auf jenen Bauchtheil derselben Schicht zurückgeführt werden. Den gleichen Ursprung scheint mir die andere Aponeurose zu haben, welche den Schultergürtel an die Bauchrippe befestigt, sodass daraus die Homologie des Epi- und Hyposternum erhellt. Die übrige zwischen den beiden Gliedergürteln ausgespannte flache Ausbreitung der äusseren Segmentschicht bildet den äusseren Bauchmuskel, M. obliquus abdominis externus, dessen Fasern im allgemeinen von oben abwärts, jedoch hinter der Schulter etwas schräg nach hinten, vor dem Becken dagegen meist ebenso nach vorn verlaufen (*Fig. 339. 342*). Am Rücken bedeckt er alle Stammuskeln und daher selbstverständlich auch den vorgeschobenen Theil des Beckengürtels, am Bauche den geraden Bauchmuskel, wird aber selbst sowohl vom M. latissimus dorsi wie vom lateralen Rande der Portio abdominalis des grossen Brustmuskels bedeckt, welche sich ziemlich weit nach hinten erstreckt. Diese Uebereinanderlagerung hat natürlich nicht die Bedeutung wie die Lage des Darmbeins und seiner vorderen Muskeln unter den Rippenfortsätzen; sie bezieht sich auf nebeneinander angelegte Theile derselben Embryonalanlage, welche sich später in verschiedener Weise (Frosch, Unke) übereinander verschieben können, ohne die Lagebeziehungen der ganzen Schicht zu beeinträchtigen. An der Bauchseite geht der M. obliquus externus in eine aponeurotische Ausbreitung über, welche den mitt-

leren (geraden) Bauchmuskel bis zum Beckengürtel überzieht. — Bei den Urodelen entspringt der äussere Bauchmuskel mit einzelnen Zacken von den Rippenenden und erhält auch mehr oder weniger deutlich die ursprüngliche Segmentirung, welche bei den Anuren vollständig verwischt wird (*Taf. XIX Fig. 341*).

Ausser den beschriebenen Bauchmuskeln, dem mittleren und äusseren, besitzen die Batrachier wie es scheint durchgängig einen dritten, queren. Derselbe steht später als die anderen unmittelbar am parietalen Bauchfelle, welches er in der ganzen Ausdehnung vom Becken bis zum Perikardialsacke und andererseits bis unter die seitlichen Stammmuskeln und bis unter den geraden Bauchmuskel überzieht, ohne dass jedoch die beiden Seitenhälften in der Medianebene irgendwo zusammenstiessen (*Taf. XIX Fig. 339. 343*). Er liegt also nach innen von den Erzeugnissen der inneren Segmentschicht, kann aber von der letzteren nicht abgeleitet werden; denn diese Schicht sah ich vollständig in den mittleren Bauchmuskel aufgehen, als derselbe noch bis zu den Stammmuskeln hinaufreichte, und zwischen ihm und dem Parietalblatte findet sich anfangs nichts weiter als einige verzweigte Pigmentzellen. Während nun diese Pigmentschicht immer dichter wird, lagern sich auf ihren beiden Seiten Dotterbildungszellen ab, welche nach innen am Parietalblatte, nachdem es zum grössten Theile in das Bauchfellepithel übergegangen, mit einem kleinen Reste desselben das subepitheliale Gewebe des Bauchfells bilden, nach aussen vom Pigment aber neben den übrigen allgemeinen Geweben (Bindegewebe, Gefässe, Nerven) eben den inneren Bauchmuskel erzeugen. Dieser besitzt also überhaupt keine morphologische Grundlage, sondern ist als eine lokale histiologische Differenzirung des interstitiellen Bildungsgewebes anzusehen, welche nach den Lagebeziehungen zu schliessen aus einer Anpassung an das Bauchfell hervorging und daher ihre Produkte diesem letzteren beizuzählen gestattet. Dieser Auffassung entsprechen auch alle Verbindungen des inneren Bauchmuskels. Seinen von der Lageordnung der Embryonalschichten ganz abweichenden Ursprung nimmt er an der Aussenseite des Darmbeins, indem er aus der Lage unter den Spinalnerven (innere Segmentschicht) hervor sich über den M. ileopsoas (äussere Segmentschicht) schlägt, sodass er vom 6. und 7. jener Nerven durchbohrt wird. Von diesem Ursprunge aus breitet er sich fächerförmig über die ganze seitliche Bauchwand aus; hinten verlaufen seine Fasern gerade abwärts, je weiter nach vorn desto schräger vor- und abwärts bis unter den geraden Bauchmuskel und vom Vorderende des Darmbeins aus ziehen sie sogar

theilweise in horizontaler Richtung nach vorn. Dieser oberste und vorderste, unter dem M. ileo-lumbaris gelegene Theil des inneren Bauchmuskels ist am dicksten und befestigt sich in der Halsgegend, wo die Rumpfhöhle aufhört und das parietale Bauchfell nach innen auf den Vorderarm sich umschlägt, an der Speiseröhre; die nächsttieferen Theile desselben Muskels finden ihre Insertion an der oberen Seite des Perikardialsackes, während an die Hinterwand des letzteren, in das später zu beschreibende häutige Zwerchfell, keine Muskelfasern vordringen. Aus diesen Verbindungen unseres Muskels erhellt zur Genüge, dass er, ohne in den nach aussen wirkenden Bewegungsapparat des Rumpfes einzugreifen, wesentlich nur die Baucheingeweide zu komprimiren vermag.

Die geschilderte Anordnung des inneren Bauchmuskels habe ich noch in nahezu erwachsenen Thieren unverändert angetroffen, sodass es nicht unwichtig wäre zu entscheiden, ob er wirklich, wie vielfach angenommen wird (vgl. Ecker Nr. 90 S. 82), die Vereinigung der schon bei den Urodelen deutlich getrennten beiden M. obliquus abdominis internus und M. transversus abdominis darstelle. Die Untersuchung von Tritonenlarven, allerdings nur wenn sie von den frühesten Bildungsstufen der Bauchmuskeln anfängt, gibt darauf eine befriedigende Antwort (*Taf. XIX Fig. 340. 341*). Anfangs sind deren Rumpfmuskeln gerade ebenso angeordnet wie bei den Unkenlarven: die Stammmuskeln gehen über die kurzen Rippen niemals hinaus, aber im Anschlusse an dieselben entstehen nachträglich in dem ventralen Abschnitte der inneren Segmentschicht die spärlichen Fasern des gleichfalls segmentirten mittleren Bauchmuskels. In Bestätigung dessen, dass ich das Hinabrücken jenes Muskels bei den ungeschwänzten Batrachiern durch die Anschwellung des Bauches begründete, findet eine gleiche Lageveränderung des mittleren Bauchmuskels bei den stets sehr schmächtig bleibenden Tritonenlarven nicht statt: während er dicker wird, breitet er sich allmälig bis zur Mittellinie des Bauches aus, bleibt aber mit seinem dorsalen Rande den Stammmuskeln innig angeschlossen, sodass, wer seine erste selbstständige Entwickelung nicht beobachtete, ihn leicht für eine einfache Ausbreitung der Stammmuskeln halten kann. Der Schein eines solchen unterschiedslosen Zusammenhanges kann noch dadurch gesteigert werden, dass in älteren Larven, welche am häufigsten zur Untersuchung kommen, der Faserverlauf beider Muskellagen bis an die Bauchseite gleichmässig in eine schräg vor- und abwärts geneigte Richtung übergeht, während der eigentliche Bauchtheil horizontal gefasert bleibt. Dies veranlasst aber gerade eine Scheidung

des mittleren Bauchmuskels in einen schräg verlaufenden oberen oder Seitentheil, den M. obliquus abdominis internus, und in den horizontal verlaufenden geraden Bauchmuskel (M. rectus abdominis). Durch diese Entwickelung wird aber festgestellt, dass der innere schiefe Bauchmuskel mit dem inneren queren Bauchmuskel, dem eine morphologische Grundlage überhaupt fehlt, nicht zusammengehört, sondern mit dem M. rectus abdominis und dessen Fortsetzungen ursprünglich eine kontinuirliche Schicht, eben den mittleren Bauchmuskel bildet, welcher je nach äusseren Formbedingungen, die ich in erster Linie auf die Gestalt des Bauches zurückführte, entweder einheitlich bleibt und sich bloss zu einem M. rectus abdominis zusammenzieht (Anura), oder in die beiden genannten Muskeln, den geraden und den inneren schiefen sich trennt (Urodela). Daraus folgt, dass die Mm. recti der beiden Batrachiergruppen nicht vollständig homolog sind und der innere Bauchmuskel der Anuren thatsächlich nur einem M. transversus entspricht, dessen obere und vordere Fortsetzungen unvollkommene Zwerchfellmuskeln darstellen.

Die Muskeln, welche aus den Rumpfsegmenten hervorgehen, lassen sich nach der vorangehenden Beschreibung in folgender Weise gruppiren, wobei den Hauptunterscheidungsgrund die beiden Segmentschichten abgeben.

I. Die innere Segmentschicht zerfällt in den Rücken- und den Bauchtheil.

1. Der Rückentheil liefert in den miteinander zusammenhängenden Segmentkernen die Stammuskeln; diese sondern sich in zwei Lagen, von denen
   a. die obere Lage den M. longissimus dorsi, die Mm. intercrurales und Mm. intertransversarii superiores (mit Einschluss der Mm. intercostales externi) mit den Fortsetzungen im M. coccygeo-sacralis und M. intertransversarius capitis superior,
   b. die untere Lage die Mm. intertransversarii inferiores (mit Einschluss der Mm. intercostales interni) mit den Fortsetzungen im M. coccygeo-iliacus und M. intertransversarius capitis inferior* umfasst.
2. Der Bauchtheil verwandelt sich in den mittleren Bauchmuskel, welcher bei den Anuren in die Mm. ischio-coccygeus, rectus ab-

* Zur leichteren Uebersicht lasse ich an dieser Stelle die in der Beschreibung erörterte Thatsache, dass dieser Muskel Theile der oberen Stammuskellage enthält, unberücksichtigt.

dominis, sterno-hyoideus, genio-hyoideus zerfällt, wozu bei den Tritonen noch als Abspaltung des geraden Bauchmuskels der M. obliquus abdominis internus hinzukommt.

II. Die äussere Segmentschicht zerfällt in 4 quere Abschnitte.

1. Im ersten entwickelt sich nur der M. scapulo-mastoideus (und der M. omo-hyoideus?);
2. im zweiten der Schultergürtel mit allen von ihm und zu ihm verlaufenden Muskeln mit Ausnahme des voranstehenden;
3. dieser Abschnitt liefert den M. obliquus abdominis externus, und der letzte
4. den Beckengürtel mit allen von ihm und zu ihm verlaufenden Muskeln, ausgenommen die Bauchmuskeln, den M. coccygeo-iliacus und M. ischio-coccygeus.

Der innere quere Bauchmuskel (M. transversus) nimmt ausserhalb der Segmentmuskeln eine besondere Stellung ein.

2. Die Nerven.

Bei der Betrachtung der Rumpfmuskeln war es leicht, Morphologisches und Histiologisches auseinanderzuhalten; denn ihre histiologische Entwickelung vollzieht sich an den morphologisch schon bestimmt abgegrenzten Anlagen. Anders verhalten sich die Spinalnerven. Die Anlagen der Ganglien mit den sich ihnen anschliessenden Nervenstämmen sondern sich unzweifelhaft in früher Zeit aus histiologisch indifferenten Embryonalanlagen ab, während ihre peripherischen Fortsetzungen ebenso unzweifelhaft nicht aus einer Ausdehnung, einem Wachsthum jener Anlagen hervorgehen, sondern dadurch entstehen, dass Theile des ursprünglich von verschiedenen Embryonalanlagen gelieferten, dann durch Dotterbildungszellen wesentlich vermehrten interstitiellen Bildungsgewebes sich jenen ersten Bildungen anschliessen. Daher werde ich diese beiden Theile des peripherischen Nervensystems des Rumpfes getrennt beschreiben. Da sie aber stets in kontinuirlichem Zusammenhange sich entwickeln, also eine bestimmte Grenze zwischen ihnen festzustellen nicht möglich ist, will ich die hier zuerst zu betrachtenden Nervenstämme soweit verfolgen, als sie sich in ihrem Verlaufe den zugehörigen Segmenten anpassen, und nur die unbeständigen oder unregelmässigen Zweige den übrigen Erzeugnissen des interstitiellen Bildungsgewebes anreihen.

Untersucht man die Rumpfsegmente am Ende der Embryonalperiode, so erkennt man an ihren fassförmigen Frontaldurchschnitten unschwer, dass die inneren Segmentblätter nicht wie die einzelnen Abschnitte der äusseren Segmentschicht konkav-convex gebildet sind, sondern plan-konvexe, an den queren Segmentgrenzen in scharfe Ränder auslaufende Platten darstellen, deren Vorwölbung dem Rückenmarke zugewandt ist (*Taf. VII Fig. 121—123*). Zugleich gewahrt man auch eine Veränderung in der früher gleichmässigen Anordnung der Embryonalzellen, welche wohl mit jener Gestalt der ganzen inneren Segmentblätter zusammenhängt und in kurzer Zeit sehr deutlich wird. In den vorderen und hinteren dünneren Theilen wird nämlich das Gefüge der Zellen lockerer und geht allmälig in den Zustand des interstitiellen Bildungsgewebes über, während dieselben im Bereiche der Vorwölbung, also in der senkrechten Queraxe der Segmentblätter sich gerade fester zusammendrängen, ohne dabei sich wesentlich zu verändern. Eine richtige Ansicht dieser aus jedem inneren Segmentblatte ausfallenden Anlagen gewinnt man aber erst auf sagittalen Durchschnitten, also gleichsam von der Fläche her (*Taf. XII Fig. 214*). Anfangs erscheinen sie als spindelförmige, etwas abgeplattete Haufen von rundlichen Embryonalzellen, welche etwa in der Höhe der unteren Rückenmarkshälfte den Muskelplatten so anliegen, dass ihre Längsaxe den Scheidegrenzen der letzteren parallel läuft. Allmählich strecken und verschieben sich die Zellen in derselben Richtung, sodass beide Spindelenden, namentlich aber das untere zu einem kurzen Strange ausgezogen wird. Dann kann man den spindelförmigen Körper als künftiges Spinalganglion von seiner kürzeren oberen Fortsetzung oder der hinteren Nervenwurzel und der längeren unteren oder der Anlage des Nervenstammes unterscheiden. Ich will zuerst die histiologischen Veränderungen des Spinalganglions betrachten, welche in gleicher Weise bei allen übrigen Ganglien vorkommen (*Taf. XI Fig. 198, Taf. XII Fig. 214—218*). Man kann sagen, dass sie anfangs mit der Entwickelung der grauen Rückenmarkssubstanz übereinstimmen: während die Dottersubstanz vermittelst der Umbildungskugeln in reifes Protoplasma verwandelt wird, verschmelzen die Leiber der früheren Embryonalzellen zu einer Grundsubstanz, in welcher um die Mehrzahl der Kerne ein neuer Zellenleib sich absondert, ein Theil derselben aber frei eingelagert bleibt. Die neuen Zellenleiber sind oft etwas dunkler als die Grundsubstanz und ihre Masse erscheint in der Richtung des Nervenstammes an einer Seite des Kerns angehäuft und bisweilen annähernd kegelförmig ausgezogen, während die übrige Peripherie des Kerns von einer

dünneren Schicht umgeben ist (*Fig. 198*). Ausserdem habe ich an den Spinalganglien deutlich gesehen, dass die neuen Zellenleiber früher protoplasmatisch umgewandelt waren als die Grundsubstanz, welche neben den Umbildungskugeln noch Dotterplättchen enthielt; und da sie, je jünger das Ganglion ist, gegen die Grundsubstanz um so mehr zurücktreten, oft kaum andeutungsweise vorhanden sind, während dieses Verhältniss später sich gerade umkehrt, so möchte ich annehmen dass diese neuangelegten Zellen nicht gleich eine fixe Grenze besitzen, sondern aus der umgebenden Grundsubstanz fortwährend neues Protoplasma sich ihnen anfügt. Die Kerne dieser neuen Zellen bleiben kugelig und erscheinen sehr bald grösser als die länglichen freien Kerne der Grundsubstanz; meist sind sie mit einem oder mehreren Kernkörperchen versehen. Sind einmal die Umbildungskugeln aus der Grundsubstanz verschwunden, so entwickeln sich in derselben Fasern, welche kontinuirlich in diejenigen der austretenden Nerven übergehen; der Rest der Grundsubstanz verwandelt sich dann in eine bindegewebsartige Zwischensubstanz, welche später von aussen her vermehrt wird. Jene darin eingebetteten Zellen oder die Ganglienzellen bleiben bis in die spätere Larvenzeit ohne alle Verbindung mit den Nervenfasern, wachsen aber beträchtlich in ihren feinkörnigen Zellenleibern (*Fig. 217*). Sobald sie eine gewisse Grösse erreicht haben, bemerke ich häufig an gehärteten Präparaten, dass zwischen den scharfen Grenzlinien der Ganglienzellen und deren feinkörnigem Inhalte entweder stellenweise oder im ganzen Umfange ein schmaler klarer Saum entstanden ist, den ich an frischen Präparaten nicht wiederfinde. Ich schliesse daraus auf die Anwesenheit einer festeren äusseren Hülle, von welcher die zarte Innenmasse sich bei der Erhärtung trennt. Zu gleicher Zeit erhalten die Ganglienzellen ihre Fortsätze auf folgende Weise. Zwischen ihnen liegen sowohl breite, doppelt konturirte Nervenfasern, mit denen sie eine unmittelbare Verbindung nicht eingehen, als auch spindelförmige Kerne, an deren beiden Enden äusserst dünne Fäden auslaufen, Bildungen, wie ich sie gleich auch an den eigentlichen Nervensträngen beschreiben werde. Diese Kerne schmiegen sich nun einzeln oder zu zweien (mehr habe ich wenigstens nicht gesehen) einer Ganglienzelle an, sodass man anfangs beide Körper deutlich unterscheidet; darauf verschwindet aber die Grenze zwischen ihnen, der freie Umriss des Kerns geht unmerklich in denjenigen der Ganglienzelle über, und die Verschmelzung beider ist endlich so weit vorgeschritten, dass der frühere Kern nur wie eine dunkle Spitze der Zelle erscheint, welche in einen fadenförmigen Fortsatz ausläuft. Zur weiteren Bestätigung dieses Vorgangs führe ich noch an,

dass, solange die Grenze zwischen dem Kerne und der Ganglienzelle noch scharf ausgeprägt ist, die peripherische, durch die Schrumpfung des Zellenleibes zwischen ihm und der äusseren Hülle hervorgerufene Lücke auch unter dem Kerne sichtbar ist, nach der genannten Verschmelzung aber dort unterbrochen erscheint. Dass an den Kernen, welche mit den Ganglienzellen verbunden sind, oft kein Fortsatz sichtbar ist, darf bei der grossen Zartheit dieser Ausläufer und bei der sich daraus ergebenden Schwierigkeit, sie in dem Gewirr der übrigen Fasern zu erkennen, nicht Wunder nehmen; dagegen ist es auffallend, dass solche Kerne nie mehr als je einen Fortsatz zu besitzen scheinen, während die freien Spindelkerne ihrer stets zwei zeigen. Mir scheint dies so zusammenzuhängen, dass diese zwei Fortsätze von zwei entgegengesetzten Polen des Kerns abgehen und der Axe des ganzen Ganglions parallel verlaufen; sieht man nun einen Fortsatz mitten aus dem mit einer Ganglienzelle verschmolzenen Kerne entspringen, so muss der andere in entgegengesetzter Richtung liegen, also der Ganglienzelle angeschmiegt und dadurch unkenntlich sein, um sie dann ohne Kernauschwellung und daher ebenso unbemerkt zu verlassen. Eine andere Entstehungsweise der Ganglienzellenfortsätze als die geschilderte habe ich nirgends angedeutet gefunden; doch genügt diese Kenntniss vollständig, um sich die Entwickelung der unipolaren, wie der bi- und multipolaren Ganglienzellen zu erklären. Die Erhaltung und Verwachsung oder der Schwund des der Ganglienzelle angeschmiegten Fortsatzes kann uni- und bipolare, bei der Anwesenheit von mehr als einem angewachsenen Kerne multipolare Zellen oder solche mit zwei nicht polar entgegengesetzten Fortsätzen herstellen (*Fig. 216. 217*). Eine wesentliche Veränderung der beschriebenen Form der Spinalganglienzellen habe ich bis nach dem Ablauf der Larvenmetamorphose nicht angetroffen. Erwähnt sei nur, dass gegen das Ende dieser Periode die Oberfläche der inneren Zellsubstanz mit der Hülle bisweilen in ähnlicher Weise, wie ich es am Rückenmarke beschrieb, an vielen diskreten Punkten in festere Verbindung tritt, sodass bei der schon erwähnten Schrumpfung jener Substanz zwischen ihr und der Hülle eine Anzahl von zarten Brücken ausgezogen wird, welche an die von M. Schultze (Nr. 120 I S. 128) innerhalb der Ganglienzellenscheide abgebildeten Fortsätze erinnern (*Fig. 218*). Diese bindegewebige Scheide entwickelt sich aber natürlich nicht unmittelbar aus der strukturlosen Cuticula, sondern die letztere ist nur die Unterlage für die von aussen hinzutretenden bindegewebigen Elemente der Zwischensubstanz der Ganglien.

Ich bemerkte bereits, dass ich eine Verbindung der Ganglienzellen mit

markhaltigen Nervenfasern während der Larvenzeit niemals nachweisen konnte; wenn aber dadurch die Bedeutung der fadenförmigen Fortsätze zweifelhaft erscheint, so vermag nur die Untersuchung der Nervenstämme darüber aufzuklären. Sie entwickeln sich aus den unteren Hälften der breiten aber flachen Zellenanhäufungen, deren obere Hälften den Spinalganglien zur Anlage dienen (*Taf. XII Fig. 214*). Während aber die letzteren ihre Ausbildung an Ort und Stelle erhalten, dehnen sich die ersteren nach unten aus und verschmächtigen sich dabei zu dünnen Strängen. Dies geschieht dadurch, dass die Zellen, deren Dottersubstanz eben in der Umwandlung in Protoplasma begriffen ist, sich ansehnlich strecken und so aneinander vorbeigleiten, dass nur zwei, höchstens drei auf den Durchschnitt der Nervenanlagen kommen. Alsdann verschmelzen je die hintereinander liegenden zu cylindrischen, nur durch die eingelagerten Kerne etwas aufgetriebenen, nicht zu dünnen Fäden, von denen also zwei bis drei in einem Strange liegen (*Taf. X Fig. 187*). Endlich fliessen auch diese zu einer einzigen Masse zusammen, welche der Länge nach fein gestreift erscheint und die sich vermehrenden spindelförmigen Kerne trägt (*Taf. XII Fig. 216. 221*). Entsprechend den Längsstreifen lösen sich leicht einzelne äusserst feine Fasern vom Strange ab, mit welchen meist ein oder zwei von den spindelförmigen Kernen verbunden erscheinen, sodass, wer die vorangehende Entwickelung nicht kennt, darin nur lang und dünn ausgezogene Spindelzellen sehen und geneigt sein könnte, dieselben unmittelbar auf die Embryonalzellen zurückzuführen. Da aber von solchen nur zwei bis drei, von den Fasern aber ausserordentlich viele auf den Durchschnitt des Stranges kommen, sodass nur ein Theil von ihnen überhaupt mit Kernen verbunden sein kann, so fehlt jener Ansicht jede Unterstützung. Ich muss vielmehr annehmen, dass diese Fasern ebenso wie in der weissen Masse des Rückenmarks aus den miteinander verschmolzenen Leibern der Embryonalzellen ohne irgend welche Beziehung zu deren früherem Bestande sich differenziren. Diese ausserordentlich feinen Fasern, die ersten histiologischen Differenzirungsprodukte der Nervenanlagen umfassen jedoch nicht die ganze Masse derselben; dies geht daraus hervor, dass in der späteren Larvenzeit neue, ihnen durchaus fremde Bildungen zwischen ihnen sich entwickeln, die Anlagen des Nervenmarks (*Taf. XII Fig. 222*). Sie erscheinen zuerst als ganz kurze Reihen von hellen, klaren Körperchen, welche in ihrem Aussehen an die Umbildungskugeln anderer Gewebe erinnern, aber neben rundlichen Formen auch längliche zeigen und alsdann häufig eine Verschmelzung aus kugeligen Stücken andeuten. In längeren, weiter entwickelten

Reihen fliessen diese Körperchen zu stabförmigen Abschnitten und endlich zu kontinuirlichen Strängen zusammen, deren wechselnde Einschnürungen aber nur zum Theil auf die unvollständige Verschmelzung, im übrigen auf die Einwirkung der Konservirungsmittel zu beziehen sind. Denn diese weiter entwickelten Stränge haben bereits das stark lichtbrechende Aussehen des vollendeten Nervenmarks angenommen, besitzen also wahrscheinlich schon dessen Zusammensetzung und die Empfindlichkeit gegen äussere Reize. Die weniger weit entwickelten Markstränge zeigen anfangs dicke, daher relativ dunkle Hüllen, denen einige Spindelkerne aufsitzen und welche, während sie nach aussen cylindrisch erscheinen, nach innen sich den wechselnden Formen der Markanlagen unmittelbar anschliessen; an natürlich isolirten dünnsten Nervenanlagen, welche von einem Markstrange soweit ausgefüllt werden, dass man sie auf einzelne Nervenfasern beziehen kann, sehe ich jene Rindenschicht am Ende der Markanlagen sich in die ganze cylindrische Nervenanlage fortsetzen. Später sind die Markstränge in zarte dünne Scheiden eingeschlossen, welche oft von der geschrumpften Marksubstanz weit abstehen. — Weitere Beobachtungen über die Bildung von Nervenfasern stehen mir nicht zu Gebote; doch halte ich die mitgetheilten für ausreichend, um daraus eine bestimmte Ansicht über ihren Zusammenhang abzuleiten. Es scheint mir zunächst unzweifelhaft, dass die primären feinen Fasern der Nervenanlagen die „N e r v e n p r i m i t i v f i b r i l l e n" M. SCHULTZE's darstellen (vgl. Nr. 120 I S. 108), d. h. die allen verschiedenen Nervenfasern gemeinsamen Elemente; denn bis in die spätere Larvenzeit sind jene Fibrillen die einzigen und bis nach der Metamorphose die überwiegenden differenzirten Bestandtheile der Nervenstränge, welche in dieser ganzen Zeit allem Anscheine nach nicht anders funktioniren als in älteren Thieren. Es bliebe also wesentlich zu erklären übrig, wie diese Fibrillen sich zu den einzelnen Nervenfasern ordnen und dadurch die einzelnen Leitungen wirksamer isoliren. Wie erwähnt nehmen die Primitivfibrillen nicht die ganze Masse der Nervenanlagen ein, sondern lassen, wie aus der Bildung der Marksubstanz zu schliessen ist, eine zunächst indifferente Zwischensubstanz zwischen sich zurück, wie eine solche im Rückenmarke, an den Scheidewänden der weissen Masse direkt nachzuweisen ist. Nehmen wir nun an, die Nervenprimitivfibrillen bildeten sich in der Weise, wie die Fibrillen in den Muskelzellen, also nicht durch die ganze Substanz zerstreut, sondern so, dass die zusammenwirkenden sich in getrennte Bündel zusammenziehen, denen die sich neubildenden Fibrillen anpassen; bei dieser wie ich glaube nicht unwahrscheinlichen

Annahme wären jene „Primitivfibrillenbündel“ (M. SCHULTZE) von Anfang an in der Nervenanlage so gelagert, dass jedes von der zuerst gleichartigen und kontinuirlichen Zwischensubstanz, welche zugleich als Grundmasse zur Bildung neuer Fibrillen dient, eingeschlossen wird. Der jedem Bündel zugehörige Theil der Zwischensubstanz kann nun entweder bis auf einen kutikulaähnlichen Rest, die sogenannte SCHWANN'sche Scheide, verbraucht und dadurch eine marklose Nervenfaser gebildet werden; oder er verliert seine Indifferenz, also die Fähigkeit zur Bildung neuer Fibrillen schon früher, bleibt also mächtiger und entwickelt darauf die Markanlagen. Diese können aber unter solchen Umständen bei ihrer offenbaren Ausdehnung und Verbreiterung nicht strangförmig bleiben, sondern müssen ihrer Grundlage entsprechend das betreffende Fibrillenbündel umwachsen und es dadurch zum Axencylinder machen. Dieser Auffassung widersprechen wenigstens die beschriebenen Bilder der Markbildung nicht, da die Axencylinder in den werdenden Nervenfasern nicht deutlicher sind als in den fertigen, folglich die Röhrenbildung der Marksubstanz sich der direkten Beobachtung entziehen und als solide Verdickung erscheinen muss. Der Umstand, dass, wo eine Markanlage zu sehen ist, auch schon eine Grenze der ganzen künftigen Nervenfasern besteht, lässt darauf schliessen, dass die Absonderung der jedem Fibrillenbündel zugehörigen Theile der Zwischensubstanz relativ früh eintritt. Dann ist es verständlich, warum die jungen Markanlagen von einer dicken, nach innen ihnen unmittelbar angepassten Rindenschicht umgeben sind; es ist die noch unverbrauchte ursprüngliche Zwischensubstanz, welche bis auf eine peripherische Membran, eben die SCHWANN'sche Scheide, noch in Marksubstanz verwandelt wird. Diese Scheide ist daher weder als eine Ausscheidung des Marks oder bei marklosen Nervenfasern der Fibrillenbündel, noch als eine von aussen kommende Anlagerung, sondern nebst dem Marke als ursprüngliche Zwischensubstanz, als der nicht zu Nervenprimitivfibrillen verbrauchte Rest der embryonalen Nervenanlage zu betrachten. Anders verhält es sich mit den bindegewebigen Scheiden der ganzen Nervenstränge und ihrer Unterabtheilungen, welche erst später auftreten und daher höchst wahrscheinlich von aussen angebildet werden. — Wenn die eben vorgetragene Auffassung vom Entwickelungsgange der peripherischen Nervenfasern gebilligt wird, so ist auch die Erklärung ihrer Verbindung mit den Ganglienzellen gegeben. Mögen die mit den letzteren verbundenen Fäden auch nur eine oder einige wenige Fibrillen enthalten, so werden dieselben nach dem Uebergange in den Nervenstamm sich dem einen oder anderen Bündel

anschliessen und alsdann die sich dort in zerstreuten Anlagen bildende Marksubstanz ebenso gut bis zur Ganglienzelle leiten können, wie sie thatsächlich dem Verlaufe der anderen Fibrillenbündel folgt. Jedenfalls muss hervorgehoben werden, dass das Nervenmark nicht vom Centrum ausgeht, sondern gerade umgekehrt von den peripherischen Nerven zu demselben hin sich entwickelt. Im Rückenmarke ist es zur selben Zeit noch nicht vorhanden (vgl. S. 280); ob es dort selbstständig oder im Anschlusse an die centripetal fortschreitende Bildung in den Nervenstämmen sich bildet, muss ich unentschieden lassen.

Während der histiologischen Entwickelung der spinalen Ganglien und Nervenstämme vollzieht sich auch ihre Verbindung mit dem Rückenmarke. Die Ganglien füllen anfangs in ihrer ganzen Länge den spaltartigen Raum zwischen dem letzteren und den Muskelplatten aus; während sich aber dieser Raum in der Folge erweitert, bleibt ihre Innenfläche dem Rückenmarke angeschmiegt, sodass sowohl ihr oberes strangförmiges Ende als auch der unterste Theil der Berührungsfläche mit demselben verwachsen kann (*Taf. XI Fig. 198*). An diesen Stellen tritt die zellige graue Masse des Rückenmarks durch die weisse hindurch mit den von aussen angewachsenen Nervenwurzeln in Verbindung und vermittelt so deren Uebergang in die sogenannten Hörner der grauen Masse (*Taf. IX Fig. 172*). Weiterhin werden die Spinalganglien vom Rückenmarke etwas abgezogen und dadurch die Nervenwurzeln zu kurzen Strängen ausgezogen, welche aber an den hinteren Nerven in Folge der schon erwähnten relativen Verkürzung des Rückenmarkes während und nach der Metamorphose sich nicht unbedeutend verlängern. Die obere (hintere) Wurzel behält ihren unmittelbaren Uebergang in das Spinalganglion; die untere (vordere) spaltet sich aber allmählich von demselben ab, sodass sie direkt in den gemeinsamen Nervenstamm mündet und alsdann aus demselben hervorgewachsen zu sein scheint. Doch gehen nicht nur die beiden Wurzeln ursprünglich aus dem Spinalganglion hervor, sondern ebenso auch der Ramus dorsalis jedes Spinalnerven, welcher anfangs aus einem abgelösten und aufwärts wachsenden Zipfel des Ganglions besteht und erst später auf dieselbe Weise wie die untere Wurzel bis zum gemeinsamen Nervenstamm hinab sich vom Ganglion abspaltet (*Fig. 172*). Daher erscheint dieser Ramus dorsalis bei der seitlichen Ansicht einer blossgelegten Wirbelsäule aus der mittleren Larvenzeit als eine dem abwärtsziehenden Nervenstamme entsprechende obere Fortsetzung des Spinalganglions, während die anatomische Darstellung der späteren Verhältnisse den aus beiden Wurzeln zusammentretenden Nervenstamm sich in die beiden

gleichwerthigen Aeste, den R. dorsalis und R. ventralis theilen lässt (*Taf. XVIII Fig. 326*). Jener versorgt Muskeln und Haut des Rückens, dieser die gleichen Theile der Seiten und des Bauches; sowie aber die Muskeln dieser letzteren Regionen eine mannigfaltigere Umbildung erfahren als die Stammuskeln, nehmen auch die von ihnen abhängigen Nerven ein grösseres Interesse in Anspruch. Alle Segmente des Rumpfes bis auf das erste Paar, welches keine Nervenanlagen entwickelt, enthalten je einen Nervenstamm, welcher im allgemeinen den aus dem zugehörigen Segmente hervorgehenden Muskeln folgt (*Taf. XVIII. XIX*). Allerdings kann ich nicht bestimmen, wie weit der aus der morphologischen Anlage des inneren Segmentblattes hervorgehende Nervenstamm über den Bereich der Stammuskeln hinausreicht, an deren innerer und unterer Fläche er zur Bauchwand hinzieht, und wo seine Fortsetzung durch von aussen angefügte Elemente beginnt. Denn einmal gewinnt auch diese Fortsetzung sofort das Aussehen des Stammes, und ferner verschieben sich die Nerven bei ihrem Wachsthum aus ihrer ursprünglichen Lage. Immerhin glaube ich aus einigen Beobachtungen annehmen zu dürfen, dass der ursprüngliche Nervenstamm sich ohngefähr so weit erstrecke, als er der zugehörigen segmentalen Abtheilung wenigstens in der ersten Zeit regelmässig folgt, und dass alle End- und Seitenzweige nicht dazu gehören. Verfolgt man nun die einzelnen Rami ventrales der Spinalnerven in ihrer späteren Umbildung, so ergibt sich Folgendes. Bei der Unke, dem Frosche und wahrscheinlich allen Batrachiern, deren Bauchmuskeln sich ähnlich verhalten, treten jene Nervenstränge unter den Stammuskeln in die Lücke zwischen diesen und dem mittleren Bauchmuskel ein, um darauf an der Aussenfläche des letzteren abwärts zu verlaufen; bei den Salamandrinen, deren mittlerer Bauchmuskel sich von den Stammuskeln nicht entfernt, bleiben jene Nerven durchweg an der Innenfläche der inneren Segmentschicht liegen und befinden sich daher später zwischen dem inneren und mittleren Bauchmuskel oder dem M. transversus und M. obliquus internus abdominis (*Fig. 341*). Der erste vom zweiten Rumpfsegmente stammende Ramus ventralis wird gewöhnlich als N. hypoglossus bezeichnet; er beschreibt entsprechend der Verschiebung des unteren Theils vom zugehörigen Abschnitte des mittleren Bauchmuskels einen nach vorn konkaven Bogen und zieht über den M. sterno-hyoideus zum M. genio-hyoideus, welchen er bis an den Unterkiefer begleitet (*Fig. 326. 328, 343. 348*). Die beiden folgenden Seitenrumpfnerven verlaufen anfangs ziemlich gerade zur hinteren Hälfte des M. sterno-hyoideus hinab, wo ihre beiden Verbreitungsbezirke nach der segmentalen Eintheilung durch den ersten Sehnen-

streifen geschieden sein sollten. Während aber die Anlage des Schultergürtels sich unmittelbar auf ihnen entwickelt, erhalten sie ziemlich bald nach ihrem Ursprunge eine direkte Fortsetzung in die Gliedmasse, wobei die beiden betreffenden Aeste zu einem Stamm, dem Plexus brachialis, zusammenfliessen (*Fig. 326*). Indem diese Aeste nebst den über ihrem Ursprung befindlichen Abschnitten der beiden Nervenstämme sehr bald ansehnlich anschwellen, erscheint der Plexus brachialis als die eigentliche Fortsetzung des 2. und 3. Seitenrumpfnerven, während ihre ursprünglichen Stämme das Ansehen von Seitenzweigen annehmen, insbesondere da sie mit den Brachialästen so weit verschmelzen, dass ihr selbstständiger Verlauf später erst vom Armgeflecht ausgeht, sie also gewissermassen aus diesem entspringen (*Fig. 326, 343*). Sie bleiben natürlich unter dem Schultergürtel liegen und versorgen mit ihren späteren Verzweigungen wesentlich die Brustmuskeln und den M. sternohyoideus, weshalb sie als Nn. thoracici anterior et posterior unterschieden werden können. Der regelmässige Verlauf der Spinalnerven wird also im Bereiche des Armgeflechts nur durch nachträgliche Anpassungen verdeckt. Die folgenden Rami ventrales sind dadurch ausgezeichnet, dass sie nicht nur unter den Stammuskeln, sondern auch, wie ich bereits erwähnte, unter den dorsalen Muskeln des Beckengürtels, dem M. ileo-lumbaris und M. ileo-psoas hervorkommen, obgleich dieselben theilweise unter der Wirbelsäule und ihren Muskeln liegen. Vom 4. und 5. Seitenrumpfnerven ist nichts weiter zu bemerken, als dass sie sich wie die zwei folgenden meist schon in der Mitte der Seitenhöhe in zwei Aeste theilen; sie versorgen die in ihrem Bezirke liegenden Bauchmuskeln. Der 6. und der vordere Ast des 7. Nerven (N. ileo-hypogastricus) durchbohren ausserdem, um an die Aussenfläche des M. transversus zu gelangen, denselben dicht am Beckengürtel, wo dieser Muskel sich vom Bauchfelle abhebt, um an der freien Kante des Darmbeins eine Befestigung zu suchen (*Fig. 343*). Am 8. und 9. Seitenrumpfnerven habe ich eine Theilung in zwei Aeste nicht bemerkt, sondern sie scheinen mit ihrer ganzen Masse den Plexus ischiadicus zu bilden (*Fig. 327*); sollte dies thatsächlich und nicht bloss einer mangelhaften Beobachtung* zuzuschreiben sein, so erklärt sich jenes Verhalten dadurch, dass der Theil des mittleren Bauchmuskels, dem jene Nerven angehören, innerhalb des Beckengürtels alsbald atrophirt, und dass ausserdem die Stämme der-

* Ich bemerke hier beiläufig, dass ich die Untersuchung des Nervenverlaufs mit einer Brücke'schen Lupe von 6—8facher Linearvergrösserung ausführte.

selben entsprechend dem Ende der Bauchwand so kurz sind, dass gleichsam die Enden ihres ventralen Verlaufs in den Plexus ischiadicus aufgenommen werden, also eine Fortsetzung der Stämme, wie sie unterhalb des Armgeflechts vorkommt, unterhalb des Plexus ischiadicus gar nicht angelegt wäre. An den letzteren schliesst sich auch der hintere Ast des 7. Seitenrumpfnerven an, verschmilzt aber mit ihm nur in einer ganz kurzen Strecke, während seine Fortsetzung, schon bevor diese Verbindung erfolgt, ganz selbstständig den N. cruralis bildet. Vollständig geht aber in jenes Geflecht der vordere Ast des 10. Nerven ein, indess der hintere Ast dem Endstücke des mittleren Bauchmuskels, dem M. ischio-coccygeus verbleibt und als N. perinealis figuriren mag.* Der 11. und letzte unserer Nerven verläuft ursprünglich jenseits des Endes vom mittleren Bauchmuskel; indem aber gerade die hintere Hälfte des Steissbeins mit der Anheftung des M. ischio-coccygeus gleichsam unter dem 11. Nerven nach hinten auswächst, bleibt dieser so weit zurück, dass er dem Steissbeine dicht anliegend eine ansehnliche Strecke rückwärts laufen muss, ehe er hinter dem genannten Muskel seinen eigentlichen Verbreitungsbezirk am After findet (*Fig. 343, 346*). Ich glaube ihn daher mit Recht als den eigentlichen N. coccygeus bezeichnen zu dürfen. Der 12. Spinalnerv, welcher im kegelförmigen Schwanzstummel noch über das Ende des Steissbeins hinabzieht, verschwindet später mit allen übrigen Schwanznerven. Diese Anordnung der hinteren Spinalnerven ist aber weder bei den Unken beständig, noch finde ich sie bei andern Anuren (Rana) in unveränderter Wiederholung. Es schwankt nämlich die Zusammensetzung des Plexus ischiadicus, indem sich daran bald nur der 8. und 9. oder der 9. und 10., bald der 8. bis 10., 9. bis 11. oder der 8. bis 11. Nerv betheiligen. Vollständig gehen dabei in den Plexus höchstens zwei von den genannten Nerven ein; diese können alsdann von den benachbarten Nervenstämmen Zweige aufnehmen oder umgekehrt ihnen solche abgeben, wodurch eben jene verschiedenen Zusammensetzungen des Plexus ischiadicus entstehen. Aus welchem Nerven die Anastomosen entspringen, bestimme ich nach den Winkeln, welche sie mit der Axe der mit ihnen verbundenen Nervenstämme bilden; diese Winkel und damit die Bestimmung der Richtungen können sich aber unzweifelhaft allmählich verändern, sei es durch ungleichmässiges Wachs-

* Vgl. Fig. 326, 327. Fig. 343 zeigt bereits eine so vollständige Verschmelzung des vorderen Astes vom 10. Nerven mit dem Plexus ischiadicus, dass der freie hintere Ast aus dem letzteren zu entspringen scheint.

thum der verbundenen Nervenstämme, sei es durch fortschreitende Verschmelzung eines Anastomosenendes mit dem betreffenden Stamme, sodass der Wechsel in der Anordnung der Lumbal-, Sakral- und Steissbeinnerven selbst im Bildungsgange eines einzelnen Individuums vorkommen kann. Gegenüber dieser Unbeständigkeit in der Anordnung scheint die Gesammtzahl jener Nerven bei den Anuren sich gleich zu bleiben, und desshalb wiederhole ich die Notiz (vgl. S. 392), dass auch der Frosch ein 11. Spinalnervenpaar besitzt, welches wohl wegen seiner ausserordentlichen Zartheit bisher übersehen werden konnte.

Wenn das beschriebene System der Spinalnervenstämme aus dem grösseren oberen Theile des inneren Segmentblattes entsteht, so entwickelt sich innerhalb des interstitiellen Bildungsgewebes, welches von dem untersten Theile jenes Blattes abstammend den Retroperitonealraum ausfüllt, gleichfalls ein Nervensystem, das wenigstens im Anfange seiner Ausbildung eine durchaus selbstständige Existenz hat und erst nachträglich mit den Spinalnerven in Verbindung tritt, — das Eingeweidenervensystem. Aehnlich wie bei dem ersteren entsteht auch bei dem Eingeweidenervensystem zuerst der Stammtheil, der sogenannte Grenzstrang, während die weiteren Verzweigungen in den Eingeweiden erst später erscheinen. Die ersten Andeutungen des Grenzstranges glaube ich bereits am Ende der ersten Larvenperiode in kleinen Gruppen von Zellen gefunden zu haben, welche, in ihrem Aussehen mit den Ganglienzellen der Spinalnerven übereinstimmend, zu beiden Seiten der Aorta zwischen dieser und den Anlagen der Nieren liegen. Der Umstand, dass ich sie nur an einzelnen Querdurchschnitten antraf, scheint darauf hinzudeuten, dass die gangliösen Anschwellungen die ersten Anlagen bilden. In der Mitte der zweiten Larvenperiode konnte ich den Grenzstrang bereits als ein zusammenhängendes, dem unteren Theile der Wirbelsaite anliegendes Gebilde vom Kopfe bis über die Mitte des Rumpfes herauspräpariren (*Fig. 327*). Er bestand aus den spindelförmigen Ganglien und deren Verbindungssträngen; jene waren vorn grösser und lagen in unregelmässigen Abständen näher beisammen als hinten. Die vom Grenzstrange entspringenden Nervenzweige waren äusserst zart und ebenfalls unregelmässig vertheilt. An Querdurchschnitten konnte ich mich hinlänglich davon überzeugen, dass die aussen und dicht am Grenzstrange hinablaufenden Spinalnervenstämme mit demselben noch keine Verbindung eingegangen waren, sowie auch sein vorderes Ende nur erst bis zum N. vagus reichte, aber mit demselben noch nicht zusammenhing (*Taf. IX Fig. 172*). Etwas später waren

die vermissten Verbindungen vorhanden: das Vorderende des Grenzstranges kommunicirte vermittelst einiger äusserst dünnen Fädchen mit dem N. vagus dicht unterhalb seines Ganglions, und von den Verbindungsstellen des Stranges mit den Spinalnerven aus spalteten sich kurze Stämmchen der letzteren aufwärts von dem Hauptstamme ab (*Taf. IX Fig. 178*, *Taf. XVIII Fig. 329*). Eine weitere Verfolgung der Verbindungen und Verzweigungen des Grenzstranges lag nicht in meiner Absicht. Die mikroskopische Untersuchung seines Gewebes ergab, dass seine Histiogenese bis nach der Metamorphose von derjenigen des Spinalnervensystems nicht wesentlich abweicht. Unter den Nervenfasern vermisste ich die markhaltigen, und die Leiber der Ganglienzellen sind durchweg viel kleiner als in den Spinalganglien, sodass beim ersten Hinsehen nur die kreisrunden Zellenkerne auffallen.

3. Das interstitielle Bildungsgewebe.

Dieses embryonale Gewebe entwickelt sich aus allen den Theilen der Segmente, welche nicht zu den Muskeln, Ganglien und Nervenstämmen verbraucht werden, also im Rumpfe aus den inneren Segmentblättern mit Ausnahme des von der Nervenanlage eingenommenen mittleren Streifens, ferner aus den ganzen oberen Säumen und einzelnen anderen Theilen der äusseren Segmentschicht. Im Schwanze geht die ganze äussere und der Bauchtheil der inneren Segmentschicht in das Bildungsgewebe über (*Taf. VII*). Diese seine ursprünglichen Anlagen bezeichnen aber nur die Ausgangspunkte für seine weitere Ausbreitung, welche durch die Ansammlung der Interstitialflüssigkeit und eine dauernde Einwanderung von Dotterbildungszellen vermittelt, in alle zugänglichen Zwischenräume zunächst zwischen den morphologischen Anlagen und dann zwischen den Gewebstheilen der letzteren selbst eindringt. Durch diese allgemeine Entwicklung rechtfertigt das interstitielle Bildungsgewebe das Beiwort seines Namens und offenbart sich anderseits als eine rein histiologische Anlage, welche nach der Auflösung des Formbestandes seiner embryonalen Grundlagen (Segmentschicht, Segmentblatt) eine Selbstständigkeit im ganzen und daher jede morphologische Bedeutung entbehrt, um von der jeweiligen Umgebung unbedingt abhängig sich ihr erst formal anzupassen und dann ihre späteren Differenzirungen unter dem verschiedenen Einflusse dieser formalen Anpassung einzuleiten. Desshalb repräsentirt auch das interstitielle Bildungsgewebe keine bestimmte physiologische Gewebsform, etwa die Gruppe der Bindesubstanzen allein, sondern dient allen allgemeinen Geweben zur Grund-

lage, welche ausserhalb der primär-morphologischen Theile entstehen; dahin gehören aber ausser den Bindesubstanzen alle Gefässe, die weiteren Nervenverzweigungen und einzelne Muskeln (M. transversus, Hautmuskeln). Andererseits ist es aber auch verständlich, dass überall dort, wo die formale Anpassung des interstitiellen Bildungsgewebes an seine Umgebung in sehr bestimmten und engen Schranken auftritt, sie die Gestalt von dem die Anpassung beherrschenden Theile entlehnt und dadurch die sekundär-morphologischen oder -typischen Körpertheile erzeugt, von denen einige, z. B. das Stammskelet, die röhrigen Rückenmarkshüllen, der innere Bauchmuskel, bereits als solche geschildert wurden. Alle diese Formbeziehungen des interstitiellen Bildungsgewebes zu den uns bekannten Embryonalanlagen prägen sich der Vorstellung leicht ein, wenn man die Hauptzüge seiner Ausbreitung und seiner Verbindungen verfolgt (*Taf. VII, XIII, XIV*). Zuerst denke man sich die inneren Segmentblätter jeder Körperseite in eine kontinuirliche Schicht verwandelt, in welcher die ursprünglichen Nervenlagen eingelagert sind und welche im allgemeinen die Axenorgane (Rückenmark, Wirbelsaite, Axenstrang des Darmblattes) von den Stammuskeln trennt. Die beiderseitigen Schichten verbinden sich darauf zwischen diesen Axenorganen und um sie herum, sodass dieselben gewissermassen ebenso wie jene Nervenanlagen in das Bildungsgewebe eingebettet erscheinen. Dabei entstehen aus enger Anpassung an die beiden mächtigeren Organe die äussere Chordascheide und die Rückenmarkshülle, beides röhrige Bildungen, welche aber in Ermangelung eines selbstständigen Formwerths den sekundär-morphologischen Körpertheilen zugezählt werden müssen. Lateralwärts ruft die Anpassung des Bildungsgewebes an die Segment- oder Muskelgrenzen die sekundär-morphologische Bildung der Wirbelbögen und ihrer Fortsätze hervor. Ueber dem Rückenmarke eröffnet sich den vereinigten Segmentblättern in Folge einer entsprechenden Ausdehnung des Oberhautsackes ein weiterer Raum, in welchem sie mit den aufwärts wachsenden Säumen der äusseren Segmentschicht zur Herstellung der sogenannten Membrana reuniens superior zusammentreffen, welcher Namen aber nur eine topographische Bedeutung hat und weder ein besonderes noch ein vergängliches Gewebe bezeichnet. Ein ähnlicher freierer Zwischenraum wird unter der Wirbelsaite dadurch gebildet, dass die Darmanlage unter Zurücklassung ihres der Chorda angehefteten Axenstranges sich von derselben entfernt, wobei das Bildungsgewebe die von der Wirbelsaite, dem Parietalblatte und den Stammuskeln begrenzte Lücke, den Retroperitonealraum, in dem

Masse als er entsteht gleich ausfüllt. Von diesem Raume aus dringt das interstitielle Bildungsgewebe einmal in die Bauchwand vor, wo es mit den gleichen Gewebstheilen der äusseren Segmentschicht zusammentrifft und die segmentalen Bauchmuskeln einscheidet und den inneren sogar erst bildet; anderseits verbindet es sich mit dem Bildungsgewebe, welches zwischen dem Darmblatte und dem Visceralblatte aus dem letzteren entsteht und in alle Anhangsorgane des Darmkanals sich verbreitet. Im Schwanze, dessen untere Hälfte eine symmetrische Wiederholung der Anordnung in der oberen Hälfte zeigt, erfährt auch das interstitielle Bildungsgewebe eine entsprechend symmetrische Anpassung; daraus erklärt sich die Entwickelung der unteren Wirbelbögen und einer unteren medianen Platte des Bildungsgewebes, welche allein passenderweise als Membrana reuniens inferior bezeichnet werden kann, wenn man diese Benennung überhaupt beibehalten will. Beide Verbindungshäute liefern dort die Innenmasse der oberen und unteren Schwanzflosse.

Nach dieser Uebersicht der topographischen Entwickelung des interstitiellen Bildungsgewebes wende ich mich zu seiner Histiogenese. Die erste und charakteristische Bildung dieser Gewebsanlage kann man an den Segmenttheilen des Rumpfes desshalb nicht gut kennen lernen, weil die betreffenden Embryonalanlagen, die inneren Segmentblätter und die äussere Segmentschicht, zu dünn sind, um auf Durchschnitten ein klares Bild zu gewähren. Ich habe aus diesem Grunde entsprechende Segmenttheile des Kopfes zur Demonstration jener Anfänge gewählt. Ursprünglich liegen die rundlichen Embryonalzellen auch in den hier in Rede stehenden Anlagen (innere Segmente) dicht zusammengeschlossen. Aber schon gegen das Ende der Embryonalperiode treten sie auseinander, und die sie trennenden, mit Flüssigkeit gefüllten Lücken vergrössern sich allmählich so sehr, dass sie endlich einen grösseren Raum einnehmen als die Zellen (*Taf. XI Fig. 208*). Bei dem Vergleiche der ersten Entwickelungsstufen dieses Vorganges, welche oft nebeneinander angetroffen werden, muss uns die einfachste Ueberlegung davon überzeugen, dass wir es hier nicht mit einer selbstthätigen Bewegung der Embryonalzellen zu thun haben. Ich habe allerdings schon eine solche ausführlich beschrieben, die Verschiebung der Embryonalzellen bei ihren Theilungen, und dieselbe als die eigentliche bewegende Kraft bei den ersten Umbildungen und Ausbreitungen der Embryonalanlagen hingestellt. Dieses Moment fehlt natürlich auch denjenigen Theilen nicht, welche für die Entwickelung des interstitiellen Bildungsgewebes bestimmt sind. Aber ebenso natürlich scheint es mir, dass es sich nur

auf den Zustand der kompakten Embryonalanlagen bezieht; soll dagegen gerade die unmittelbare Flächenberührung der Embryonalzellen aufhören, so kann dafür die gegenseitige Verschiebung der sich drängenden Zellen offenbar nicht angezogen werden. Ebensowenig kann das geschilderte Auseinandertreten der Embryonalzellen durch eine solche selbstthätige Bewegung derselben erklärt werden, wie sie etwa in Form von Kontraktionen die unzweifelhafte Ortsveränderung fertiger protoplasmatischer Elementarorganismen herbeiführt. Denn der Raum, in welchem eine solche Ortsveränderung ausgeführt werden muss, wird erst durch jenes Auseinandertreten der Embryonalzellen und in Folge dessen der Embryonalanlagen erzeugt, sodass gewisse zellenfreie Räume bloss nachträgliche Erweiterungen bereits bestehender weiter Zelleninterstitien sind. Kurz, es bleibt nichts übrig, als in der die Lücken ausfüllenden Flüssigkeit die nächste Ursache für die uns hier beschäftigende Erscheinung anzusehen. Die Quelle jener in die Embryonalanlagen eindringenden Flüssigkeit ist in dem embryonalen Darmraume zu suchen, dessen wasserheller flüssiger Inhalt genau dieselben Eigenschaften wie die erstere zeigt, bei der Erhärtung der Embryonen theilweise gerinnt und alsdann durch Karmin sehr schwach gefärbt wird. Die Ursachen für den Uebertritt der Flüssigkeit aus dem Darmraume in die Masse des eigentlichen Keims glaube ich mit Recht in den veränderten Spannungsverhältnissen der letzteren zu erkennen. Schon gleich im Anfange der Entwickelung hatte ein ähnlicher Vorgang stattgefunden. Die Keimhöhle entstand durch die Zusammenziehung der radiär gestellten Dottertheilstücke an ihren centralen Enden und vergrösserte sich in Folge der koncentrischen Ausbreitung und daher Verdünnung ihrer Decke oder der primären Keimschicht (*Taf. II*). Indem darauf der hervorwachsende Rand der sekundären Keimschicht eine Lage von Dotterzellen vom Boden der Keimhöhle hob und sie in der ganzen Höhe der letzteren mit sich zog, wurde der Keimhöhlenraum successiv verengt und endlich zum Schwunde gebracht, während auf der anderen (dorsalen) Seite der vorrückenden Scheidewand die Darmhöhlenspalte in demselben Masse sich erweiterte. Da jene Scheidewand der dünnste von allen die Keimhöhle umschliessenden Theilen ist, so erhellt, dass die Flüssigkeit der letzteren durch jene Wand in die Darmhöhle übertritt, welche darauf zum Sammelraume der Interstitialflüssigkeit des ganzen Eies wird. Zwischen den aneinandergelagerten runden Zellen der Keimschichten bestehen alsdann nur kleine mit derselben Flüssigkeit gefüllte Zwischenräume, welche gerade hinreicht, um die fortdauernde Zellenbildung zu unterhalten. Im weiteren Verlaufe der Entwicke-

lung unterliegen aber die einzelnen Theile der relativ gleichmässigen und kontinuirlichen Keimschichten und -blätter verschiedenen mechanischen Formbedingungen, welche die allgemeine, noch immer unmittelbar auf die sich theilenden und verschiebenden Embryonalzellen zurückführbare Bewegungsursache in immer divergentere Bahnen ausstrahlen lassen. In dem Masse als diese Bewegungsströme und die von ihnen veranlassten Zellenanhäufungen und Schichtungen sich von einander sondern, fliessen die aus dem festen Zusammenhange ausgeschlossenen Lücken zwischen den Anlagen zu spaltförmigen sie deutlich trennenden Räumen zusammen. Wenn also gerade die morphologische Entwickelung die einzelnen Embryonalanlagen fester zusammenfügt, so wird ein Nachlass ihrer Wirksamkeit den Zusammenhang der Zellen lockern, sodass die davon betroffenen Theile oder die Anlagen des Bildungsgewebes sich nicht weiter zusammenziehen, d. h. die ursprünglichen Zelleninterstitien hinausdrängen, sondern im Gegentheil bei den fortdauernden Verschiebungen der festen Embryonaltheile durch den ganzen von diesen übrig gelassenen Raum sich gleichmässig vertheilen. Diese Ausbreitung der sich formal auflösenden Anlagen des interstitiellen Bildungsgewebes wird aber erst dann evident, wenn jener ganze Raum, oder was auf dasselbe hinauskommt, die mit Flüssigkeit gefüllten Interstitien sich vergrössert haben. Dies erfolgt aber im Zusammenhange mit der schon früher beschriebenen Umbildung des Darmraums (vgl. Abschnitt IV, 3, *Taf. II, IV—VII*). Derselbe nahm während der Entwickelung der Keimblätter und ihrer ersten Sonderungen beständig zu; sobald aber seine anfangs breite Decke oder der Rückentheil während der Ausbildung des Centralnervensystems und der Segmente sich zusammenzuziehen begann, wurde er einer andauernden Einschränkung unterworfen. Dabei wird gerade so wie bei dem Schwunde der Keimhöhle der Raum, welcher in der Darmhöhle verloren geht, den Interstitien zwischen den übrigen Anlagen zugelegt, und natürlich das entsprechende Mass von Flüssigkeit in dieselben übergeführt. Die Wirkungen dieses Vorgangs äussern sich zunächst eben in der Entwickelung und Ausbreitung des interstitiellen Bildungsgewebes durch die ansehnliche Zunahme seiner Zwischenräume. Die wichtigeren Enderfolge sind aber jedenfalls in der Einwirkung der sich ansammelnden Interstitialflüssigkeit des Bildungsgewebes auf die innere Umbildung aller von ihr umspülten Zellenmassen oder deren Histiogenese zu suchen. Unter diesem Gesichtspunkte erscheint die Anwesenheit jener ursprünglichen Flüssigkeit überhaupt als eine Grundbedingung für die ganze Entwickelung des Individuums. Hervorgegangen

aus den endosmotischen Wechselwirkungen, welche die erste Entwickelung des Eies einleiten, unterhält sie fortdauernd die Auflösung des Dotters, wodurch zuerst die Dottertheilung und deren Fortsetzung, die Vermehrung der Embryonalzellen, damit aber ihre die morphologischen Umbildungen bedingenden Bewegungen herbeigeführt werden; sobald aber die einzelnen Zellengruppen eben in Folge dieser Umbildungen verschiedenen und mannigfaltigeren Bedingungen der fortgesetzten Dotterauflösung unterworfen werden, läuft die letztere in ebenso verschiedene Wirkungen innerhalb der Zellen selbst aus. Denn dass ihre letzten Akte unter dem Einflusse der in die Embryonalzellen aufgesogenen Interstitialflüssigkeit zur Histiogenese hinüberführen, glaube ich schon in der Entwickelungsgeschichte der Sinnesorgane (Netzhaut), des Centralnerven- und Skeletsystems, der Muskeln und Nerven genügend erwiesen zu haben; und für die übrigen Gewebe wird sich derselbe Zusammenhang ergeben. Um aber die ganze Wichtigkeit jener Substanz hier vorausgreifend anzudeuten, füge ich hinzu, dass sie vom Darmraume aus auch in die Dotterzellenmasse eindringend dort höchst wahrscheinlich die Blutbildung und endlich die Auflösung der übrigen Masse zu einer wirklichen Dotternahrung herbeiführt; dass sie ferner als erste Blutflüssigkeit und überhaupt den ganzen Körper durchtränkende Ernährungsflüssigkeit zur Grundlage aller und jeder Zwischenzellenflüssigkeit wird, welche daher nur in sehr bedingter Weise als ein Produkt der Zellen und Gewebe betrachtet werden kann. Aber obgleich Grundbedingung der Gesammtentwickelung, verläuft ihre Thätigkeit dennoch unter dem massgebenden Einflusse der morphologischen Momente, sodass, wo dieser Einfluss nachlässt, auch gleich der Gegensatz jener Thätigkeit gegen das Formgesetz sich offenbart: so werden einige morphologische Anlagen als solche aufgelöst, sobald in ihnen die Entwickelung des interstitiellen Bildungsgewebes beginnt, zu deren Erscheinungen ich jetzt zurückkehre.

Während die Interstitialflüssigkeit in den Anlagen des Bildungsgewebes die Embryonalzellen auseinander drängt, büssen dieselben nicht alle ihre früheren Verbindungen ein, sondern bleiben durch Substanzbrücken in Zusammenhang (*Taf. XI Fig. 208*). Diese Brücken, deren Zahl je nach der früheren Lage der einzelnen Zellen ausserordentlich schwankt, erscheinen anfangs, solange sie noch eine geringe Länge besitzen, verhältnissmässig breit und bestehen aus der vollständigen, mit Dotterplättchen angefüllten Dottersubstanz. In dem Masse jedoch, als sie sich bei dem anhaltenden Auseinanderrücken der Zellen verlängern, werden sie auch schmäler, endlich fadenförmig, und ver-

wandelt sich ihre Substanz unter Verlust der Dotterplättchen in eine gleichartige protoplasmatische Masse (*Taf. XI, Fig. 209*). Dabei bietet das ganze Gewebe schon frühzeitig lokale äussere Unterschiede dar; so erscheint es in engen Räumen dichter als in weiten, daher in der Membrana reuniens superior lockerer als in der unmittelbaren Umgebung des Centralnervensystems und der Wirbelsaite (*Taf. XI Fig. 209, Taf. XII Fig. 211*). Die Gestalt der Zellenkörper wird dadurch, dass die fadenförmigen Ausläufer ihre Ursprungsstellen allmählich kegelförmig ausziehen, zackig, sternförmig, woraus sich der Namen „Sternzellen" erklärt; die Spindelform ist wie die sie bedingende Anwesenheit bloss zweier Ausläufer an den embryonalen Zellen selten. Wenn die Fortsätze sich bis zu einem gewissen Grade verdünnt haben, endigen einzelne scheinbar frei; dies kann auch thatsächlich sein, indem die betreffenden Fortsätze bei einer gewissen Anspannung rissen. Doch glaube ich gestützt auf Beobachtung und Ueberlegung solche mögliche Fälle von frei endigenden Fortsätzen in dem noch nicht differenzirten Gewebe auf eine so geringe Zahl beschränken zu müssen, dass dieselben für die richtige Auffassung der folgenden Entwickelungsprocesse nicht in Betracht kommen können. Einmal muss man die Möglichkeit zugeben, dass bei der künstlichen Erhärtung der Objekte, welche für solche Untersuchungen unerlässlich ist,* hier und da ein Verbindungsfaden reisst, obgleich ich selbst solche Fälle bei gelungenen Präparaten, an denen sich die feinsten Fasernetze intakt erhalten, für sehr selten halte. Scheut man jedoch die Mühe nicht, eine grössere Anzahl von solchen Zellenfortsätzen, welche im mikroskopischen Bilde zuerst frei zu enden scheinen, mit der nöthigen Geduld zu verfolgen, so wird man finden, dass ein nicht unbedeutender Theil derselben allerdings mit anderen Fortsätzen zusammenhängt. Von den übrigen werden manche in ihrem Verlaufe durch Theile verdeckt, welche über oder unter ihnen liegen; und anderseits wird man zugeben, dass alle diejenigen Fortsätze, deren Ursprung im mikroskopischen Bilde sichtbar ist, welche aber nicht in

---

* Frische Objekte kann man nämlich erst von dem Zeitpunkte an untersuchen, wann die Theile durchsichtig werden; dies tritt aber erst in den späteren Phasen des vorliegenden Entwickelungsprocesses ein. Um jeden störenden Einfluss hintanzuhalten, wäre es ferner nöthig, die zu untersuchenden Theile, unter denen der Larvenschwanz jederzeit eine grosse Rolle gespielt hat, ohne weitere Vorbereitung, also auch ohne die Haut abzulösen, unter das Mikroskop zu bringen. Dass aber dadurch manche feinere Einzelheiten sich der Beobachtung entziehen, wird Keiner bezweifeln, der den Durchschnitt eines ohne wahrnehmbare Schrumpfung gehärteten Objekts dagegenhält.

der Fläche derselben, sondern in daraus hervortretenden Richtungen verlaufen, als frei endigende imponiren, während sie im unzerlegten Körper sicherlich gerade ebenso sich verhalten wie die im vorliegenden Bilde vollständig zu übersehenden. Berücksichtigt man, dass dieses letztgenannte Verhältniss den bei weitem grössten Theil aller in einem Durchschnitte sichtbaren Fortsätze betrifft, so braucht man nur noch für einige anzunehmen, dass ihr Verlauf theilweise verdeckt ist oder wegen ihrer Zartheit undeutlich bleibt, um zu dem Ergebniss zu kommen, dass, solange der bisher betrachtete embryonale Charakter des interstitiellen Bildungsgewebes besteht, die Zellen desselben durch ihre Fortsätze nach allen Seiten in Zusammenhang stehen, ein Netzwerk bilden, welches gleich ursprünglich durch die erste Ansammlung der Zwischenzellenflüssigkeit angelegt wurde. Doch bleibt noch ein Punkt zu erörtern. Vergleicht man die ersten und die späteren Zustände dieses Zellennetzes, so überzeugt man sich leicht, dass die Zahl der Fortsätze zugenommen hat, und dass im Zusammenhange mit ihnen zarte Fasernetze entstanden sind, welche man früher vermisste. Sollte man nun nicht annehmen, dass die Zellen neue freie Fortsätze hervorgetrieben haben, welche zum Theil unter sich und mit den anderen verschmolzen? Ich halte diese Annahme für unwahrscheinlich, weil der Nachweis solcher Erscheinungen an den Embryonalzellen vollständig fehlt. Anderseits ist jene Annahme unnöthig, weil eine andere, vollkommen nachweisbare Erscheinung die vermisste Erklärung gibt. Sobald das Netzwerk des Bildungsgewebes sich entwickelt hat, finde ich in demselben keine einzige runde, fortsatzlose Zelle mehr; aber von dem Zeitpunkte an, wann die Aorta entstanden ist, auf deren Bildung ich gleich zu sprechen komme, erscheint eine Anzahl beinahe kreisrunder Zellen in jenem Gewebe, wie sie nur noch im Herzen und den eben angelegten Gefässen, namentlich der weiten Aorta als Blutzellen vorkommen (*Taf. XI Fig. 197*, *Taf. XII Fig. 211*). Wenn man erst erkannt hat, dass diese Gefässe während längerer Zeit eine netzförmig durchbrochene Wand besitzen und anfangs in die Zwischenräume des Bildungsgewebes offen auslaufen, so wird man über den Ursprung der in dem letzteren neu auftretenden runden Zellen nicht zweifelhaft sein: es sind die durch den Herzstoss aus der Aorta und den übrigen primitiven Gefässen hinausgetriebenen embryonalen Blutzellen oder Dotterbildungszellen, welche alsdann von der durch die wiederholten Stösse und die eigene Ansammlung beständig bewegten Zwischenzellenflüssigkeit des Bildungsgewebes weiter geschwemmt werden. Diese durch ihre Gestalt von den ursprünglichen Zellen des Netzwerkes leicht

unterscheidbaren, in ihrer Zusammensetzung aber mit denselben durchaus übereinstimmenden Dotterbildungszellen verbinden sich früher oder später mit einem ihnen anstossenden Zellenfortsatze oder Zellenkörper; die anfangs kurze Brücke wird allmählich lang und dünn ausgezogen, die daran befestigte, in der Flüssigkeit flottirende Dotterbildungszelle findet neue Befestigungspunkte, an denen bei der anhaltenden Ausdehnung des ganzen Gewebes wieder neue Fäden ausgezogen werden, und endlich ist sie von den übrigen Zellen des Netzwerkes nicht mehr zu unterscheiden und vollständig in dessen Bestand eingetreten, wodurch aber zugleich die Zahl der Fortsätze an den früheren Zellen vermehrt ist, und durch Verschmelzung sich kreuzender und zufällig berührender Verbindungsfäden bereits Fasernetze entstanden sein können. Die einzelnen Stufen einer solchen Umbildung habe ich übrigens in jeder Variirung häufig genug beobachtet, um jenes Bild des ganzen Vorganges zusammenstellen zu dürfen (*vgl. Fig. 211*). Da nun die Einwanderung der Dotterbildungszellen in das interstitielle Bildungsgewebe längere Zeit ununterbrochen andauert, so erklärt sich daraus ebenfalls dessen bedeutende Massenzunahme, welche aber den Charakter des Gewebes zunächst nicht verändert, sondern, indem sie mit der Ansammlung der Interstitialflüssigkeit Hand in Hand geht, lediglich die Ausbildung des Zellennetzes und seine Ausbreitung in alle Zwischenräume der Embryonalanlagen bewirkt. Die wenigen Ausnahmen von dem vollständigen Zusammenhange aller Zellenausläufer unter einander kommen hier nicht in Betracht; dagegen entstehen später allerdings Neubildungen im interstitiellen Bildungsgewebe durch kompakte Ansammlungen der Dotterbildungszellen, welche an bestimmt begrenzten Stellen das Netzwerk vollständig ausfüllen und in sich aufnehmen. Diese Bildungen, nämlich die Anlagen gewisser Knorpeltheile und der Muskelsehnen, habe ich bereits beschrieben; die eigentliche Bedeutung des Zellennetzes wird dagegen aus der folgenden Entwickelungsgeschichte der übrigen Gewebe, und zwar zuerst des Blutgefässsystems, erhellen.

Die ersten Blutgefässanlagen betreffen die Wurzeln und Stämme des arteriellen und venösen Gefässsystems, welche im Kopftheile (Aortenbögen, Aortenwurzeln, A. carotis, A. basilaris, Vv. jugulares) oder doch unmittelbar an dessen hinterer Grenze (A. vertebralis, Ductus Cuvieri, Endstücke der Vv. jugulares, V. cardinalis) entstehen (*Taf. XIII*). Da die topographische Anordnung und Ausbildung aller dieser Gefässe erst später behandelt werden soll, so stelle ich hier nur die Hauptarterienstämme als Muster für alle übrigen hin.

— Die Aorta entspringt in der Schlundwand mit den sogenannten Aortenbögen, welche zu den Aortenwurzeln und durch diese zur eigentlichen Aorta zusammenfliessen; in dieser selben Ordnung erfolgt auch ihre Entstehung (*Taf. XIII—XVII, Taf. XX Fig. 363*). Im interstitiellen Bildungsgewebe der Kiemenbögen zeigen sich im Anfange der zweiten Larvenperiode längliche Lücken, welche sich von den übrigen ganz unregelmässigen Lücken desselben Gewebes bloss dadurch auszeichnen, dass sie mit etwas weiterer Lichtung der Axe jener Bögen folgen (*Taf. XIII Fig. 234*). Denn ohne besondere Wandungen zu besitzen, werden sie lediglich von dem lockeren Bildungsgewebe umschlossen, welches aber durch die angesammelte Interstitialflüssigkeit auseinandergedrängt im unmittelbaren Umfange der kanalförmigen Lücken in einer nahezu cylindrischen Fläche angeordnet wird, indem die Zellen dieser zunächst noch vollständig netzförmigen Grenzschicht entsprechend abgeplattet werden. Durch diese Abplattung wird das Netzgefüge jener Grenzschicht oder eben der primitiven Gefässwand engmaschiger und dichter als in dem übrigen Bildungsgewebe, sodass dieselbe dadurch auf Durchschnittsbildern in gewissem Grade von der Umgebung abgesondert erscheint (*vgl. Taf. XI Fig. 197*). Diese Zusammensetzung der primitiven Gefässwand habe ich aber nicht an den Aortenbögen, sondern erst an der Aorta selbst entdeckt, deren Untersuchung wegen des grösseren Umfangs leichter ist (*Taf. XII Fig. 210*). Natürlich lässt sich dieses Ergebniss nicht aus Querdurchschnitten der Gefässe gewinnen, auf denen die Wand aus fest aneinandergefügten Spindelzellen zu bestehen scheint, sondern nur aus Flächenansichten, wie sie sich an einzelnen glücklichen Längsdurchschnitten darstellen. Am Schnittrande erkennt man alsdann leicht die starke Abplattung der Zellen. — Diese schlauchförmigen Gewebslücken entstehen ferner nicht mit gleichmässig verlaufender Lichtung: diese verengt sich vielmehr an einzelnen Stellen so sehr, dass die Entstehung dieser Gefässanlagen aus mehreren erst nachträglich zusammenfliessenden Abschnitten wahrscheinlich wird (*Taf. XIII Fig. 234*). Endlich lässt sich an verschiedenen Durchschnitten konstatiren, dass, indem die Aortenbögen unter den äusseren Segmenten des Hinterkopfs zu den Aortenwurzeln und diese zum Anfange der Aorta zusammenfliessen, die jeweiligen Enden dieser Gefässanlagen ganz unmerklich in das übrige Bildungsgewebe auslaufen. Bis zum Zusammentreffen der beiden Aortenwurzeln, wenn die Artt. carotis, basilaris, vertebralis gleichfalls schon angelegt sind, habe ich eine Verbindung der Aortenbögen mit dem Herzen vermisst; und selbst gleich nachdem diese Verbindung zu Stande ge-

kommen, finde ich in der Interstitialflüssigkeit jener Gefässanlagen und des Herzens selbst keine Spur von Blutzellen, welche zur selben Zeit erst in ganz spärlichen Anlagen an der Oberfläche der Dotterzellenmasse sich zu bilden anfangen (*Taf. XIII, XIV*). Dasselbe gilt von den Venenstämmen, welche mit Ausnahme der Dottervenen noch später als die Arterienstämme sich mit dem Herzen verbinden. Ich sehe aber auch gar keine Möglichkeit, wie die freien runden Blutzellen in den Gefässanlagen selbst, also aus den platten, netzförmig verbundenen Zellen ihrer Wandung entstehen sollten, und kann alle meine Beobachtungen gar nicht anders deuten, als dass die Blutzellen bloss in der Dotterzellenmasse entstehen, von dort durch die Dotternerven erst in das Herz und von diesem Sammelraume aus in alle übrigen Gefässe gelangen (vgl. w. u. und Abschnitt X, XI). Die bezeichneten primitiven Gefässe entwickeln sich also nicht nur unabhängig vom Herzen, sondern auch ohne jede Beziehung zum wirklichen Blute als schlauchförmige Erweiterungen von Interstitien des Bildungsgewebes, deren Inhalt, ein Theil der allgemeinen Interstitialflüssigkeit, vor der Einführung von Blutzellen vom Herzen her nur ein embryonales Blutserum vorstellt. Diese schlauchförmigen Erweiterungen können aber nicht durch ein aktives Auseinanderweichen des Zellennetzes entstanden gedacht werden; denn abgesehen von der schon mehrfach erörterten unvollkommenen Lebensthätigkeit der Embryonalzellen ist jenes Auseinanderweichen mit einer entsprechenden Abplattung der betheiligten Zellen verbunden, welche bei dem deutlichen Anschwellen der Lichtung nur aus dem Drucke der eingeschlossenen und in Zunahme begriffenen Interstitialflüssigkeit sich erklären lässt. Ferner deutet aber noch ein Umstand auf lediglich ausserhalb des Bildungsgewebes gelegene Ursachen dieser ganzen Gefässbildung, nämlich die Gesetzmässigkeit in dem Verlaufe und den Verbindungen der genannten Gefässanlagen. Da der allgemeine Formbestand und damit das Formgesetz des interstitiellen Bildungsgewebes im ganzen verloren gehen, so können seine gesetzmässigen, morphologischen Bildungen nur aus dem Einflusse der sie umgebenden Theile erklärt und daher bloss als sekundär-morphologische im bekannten Sinne aufgefasst werden. An den Aortenbögen, welche in der Axe der in den einzelnen Kiemenbögen eingeschlossenen Stränge von Bildungsgewebe (Seitenplatte) verlaufen, springt dies sofort in die Augen, und ihr Zusammenfliessen zu den Aortenwurzeln ist ebenfalls durch die bereits in der Anlage gegebene Biegung ihrer oberen Enden nach innen und hinten vorgezeichnet. Wenn also jene vom Herzen und vom Blute unabhängigen Gefässanlagen bloss durch ihre Kon-

tinuität und ihren gesetzmässigen Verlauf ausgezeichnete Lücken des interstitiellen Bildungsgewebes sind, deren zunehmende Erweiterung erst die Anlage der Gefässwand hervorruft, so lassen sich ihre Bildungsursachen so bezeichnen, dass die von verschiedenen Seiten her aus dem Darmraum in das interstitielle Bildungsgewebe übertretende Flüssigkeit in gewissen mässig weiten Zwischenräumen der geformten Embryonalanlagen günstige Bedingungen zur Ansammlung, zugleich aber bestimmte Schranken und Verlaufsbahnen dieser Ansammlung durch jene Anlagen vorgezeichnet findet. Dann erklärt es sich auch, warum solche Gefässanlagen nicht mitten in den weiten und rasch wachsenden Regionen des interstitiellen Bildungsgewebes, wie z. B. den Membranae reunientes, sich entwickeln, wo die sich ansammelnde Flüssigkeit gleichmässig nach allen Seiten sich ausbreiten kann; und warum sie anderseits zuerst im Kopfe auftreten, dessen zur Gefässbildung geeignete Zwischenräume früher gebildet sind als im Rumpfe, wo zur selben Zeit der Retroperitonealraum, welchen die Aorta später durchzieht, eigentlich noch nicht vorhanden ist. — Diese Ergebnisse der Bildungsgeschichte der ersten Gefässe dürfen, soweit es sich bloss um den Aufbau der primitiven Gefässe und nicht um die Gesetze des Kreislaufs handelt (vgl. Abschnitt X), auch auf die Fortsetzungen jener ersten Gefässe ausgedehnt werden, welche nach der Verbindung der Aortenbögen mit dem Herzen, also nach dem Eintritt des Blutes in die für dasselbe vorbereiteten Bahnen sich entwickeln. Zunächst erscheint diese Verbindung gar nicht als ein besonderer, von den bisher betrachteten Vorgängen wesentlich unterschiedener Akt. Das Herz kann nämlich nach seiner Entwickelung insofern mit einem Gefässe verglichen werden, als es ebenfalls einen erweiterten, mit der allgemeinen Interstitialflüssigkeit angefüllten Zwischenraum, allerdings nicht im Bildungsgewebe, sondern unmittelbar zwischen morphologischen Embryonalanlagen darstellt (*Taf. VII Fig. 133*, *Taf. XIII Fig. 225. 226. 234*). Ferner liegt diese Herzlücke an der Bauchseite der Schlundhöhle und ist von den unteren Enden der Aortenbögen nur durch eine spaltförmige Verengerung der Interstitien getrennt, sodass eine zunehmende Erweiterung der letzteren die beiderlei Bluträume in derselben Weise verbindet, wie die anfangs mehr oder weniger getrennten Abschnitte der Aortenbögen und -wurzeln zusammenfliessen. Jene Verbindung erfolgt nun zu der Zeit, wann die Aortenwurzeln ihrer medianen Vereinigung an der hinteren Kopfgrenze sehr nahe gekommen sind oder dieselbe eben ausgeführt haben, sodass die sie fortsetzende und in dem Masse als der Retroperitonealraum entsteht, nach hinten fortschreitende Aortabildung bereits während der offenen

Verbindung mit dem Herzschlauche vor sich geht (*Taf. XIII, XIV*). Es wäre aber voreilig daraus zu schliessen, dass von dem Zeitpunkte jener Verbindung an die nächsten Fortsetzungen der schon angelegten Gefässe bloss durch den drängenden und sie im Bildungsgewebe gleichsam ausgrabenden Blutstrom erzeugt würden. Bei dem durchgängig netzförmigen Gefüge der primitiven Gefässwände dringt das durch den Herzstoss vorgetriebene Blut an allen Stellen der von ihm erfüllten Gefässe in die benachbarten Theile ein, und daher nach bekannten Gesetzen an den jeweiligen Gefässenden, also dort, wo die Gefässbildung eben fortschreitet, gerade mit der geringsten Kraft. Aber auch der Einwand, dass es dabei auf die Stärke des andrängenden Blutstromes nicht ankomme, sondern darauf, welchen Widerstand er ausserhalb des Gefässes finde, und dass folglich die Gefässbildung in der Richtung des relativ geringsten derartigen Widerstandes erfolge, ist nicht stichhaltig. Allerdings findet das allseitig austretende Blut in den umgebenden Theilen einen Widerstand, welcher zudem, wie ich annehmen muss, sehr gross ist, da ein allgemeiner Umlauf der Interstitialflüssigkeit noch nicht besteht, und sie daher im Bildungsgewebe nur in dem Masse Blut aufnehmen kann, als der ganze Raum in Folge der morphologischen Umbildungen wächst. Dies geschieht aber ganz allmählich, und desshalb verlässt auch das Blut die durchbrochenen Gefässe nur ganz unmerklich. Jener Widerstand ist auch unzweifelhaft verschieden, geringer in der reichlichen Interstitialflüssigkeit des Bildungsgewebes als in den kompakten Embryonalanlagen, sodass die sich neubildenden primitiven Gefässe ganz natürlich nur in dem ersteren erscheinen. Trotzdem bliebe die Erklärung, dass die fortschreitende Gefässbildung der Richtung folge, in welcher der vordringende Blutstrom dem geringsten Widerstande ausserhalb der Gefässe begegne, mangelhaft. Denn die Beobachtung lehrt, dass die in Rede stehenden Gefässe in die weitesten Regionen des interstitiellen Bildungsgewebes, in welche sich das Blut am reichlichsten ergiesst, sich gerade nicht fortsetzen, sondern ebenso wie vor der Verbindung der Aortenbögen mit dem Herzen den kompakten Embryonalanlagen folgen, wo dieselben dem Bildungsgewebe mässig weite, bestimmt begrenzte Bahnen vorzeichnen. So sehen wir z. B., dass am oberen Ende des ersten Aortenbogens, wo der Blutstrom doch die grösste Kraft besitzt, weder unmittelbar noch durch die Wurzel der A. carotis, welche zwischen dem 1. äusseren Segmente und dem Darmblatte entstand, Gefässstämme in den nach innen anstossenden weiten Raum des Bildungsgewebes (2. inneres Segment) abzweigen, obwohl der starke Blutaustritt gerade an dieser Stelle aus den über-

wiegend vielen freien Dotterbildungszellen direkt bewiesen werden kann (*Taf. XIV Fig. 258. 259, Taf. XV Fig. 271. 272*). Dasselbe wiederholt sich etwas später an der Membrana reuniens superior (*Taf. XV Fig. 279—281*). Indem wir aber durch diese Beobachtungen an die allererste, unter Ausschluss eines Blutstromes erfolgende Gefässbildung erinnert werden, finden wir in der Annahme derselben Bildungsursachen auch für die spätere Fortsetzung jener Bildung die gewünschte Erklärung. Das Vordringen des Blutstroms und die Gefässbildung fallen eben nicht ohne weiteres zusammen. Wo das Blut in weite Räume des lockeren Bildungsgewebes austritt, verbreitet es sich ähnlich der sich ansammelnden Interstitialflüssigkeit bei der Bildung jenes Gewebes gleichmässig nach allen Seiten und wird dabei gleichsam in ein formloses Zwischengewebe aufgelöst, dessen flüssige Grundmasse die allgemeine Ernährungsflüssigkeit fortdauernd ergänzt und vermehrt, und dessen zellige Bestandtheile als allgemeines plastisches Bildungsmaterial sich zunächst dem Bildungsgewebe selbst, dann aber allen übrigen Geweben und Organen anpasst. Nur dort dagegen, wo der Blutstrom in die beschränkteren Bahnen des Bildungsgewebes einlenkt, wird er durch die benachbarten festeren Theile so zusammengehalten, dass seine Bewegung gleich der Ansammlung der Interstitialflüssigkeit bei den ersten selbstständigen Gefässanlagen nur in bestimmter Richtung wirken, also das entgegenstehende Netzwerk des Bildungsgewebes allmählich zu röhrenförmigen Bahnen auseinanderdrängen kann. Die aus dem Darmraume in die Embryonalanlagen übertretende Interstitialflüssigkeit und das durch den Herzstoss vorgetriebene Blut, welches ja im Grunde dieselbe, nur mit Blutzellen vermengte Flüssigkeit ist, rufen also die Bildung der primitiven Gefässe mit den gleichen Mitteln und unter gleichen Bedingungen hervor; und da für die mechanische Auffassung dieses Vorgangs jener Unterschied der Kraftträger nach Zusammensetzung und Ursprung gleichgiltig ist, so darf der übereinstimmende Kausalzusammenhang als das einzige wesentliche Moment betrachtet werden. Aus einer solchen Entwickelungsgeschichte der primitiven Gefässe ergibt sich, dass unter ihren Bildungsursachen nicht der bewegenden Kraft, sondern den in der morphologischen Entwickelung gegebenen Formbedingungen die erste Stelle eingeräumt werden muss; denn jene wirkt gleicherweise auch in der formlosen Ausbreitung des Bildungsgewebes und des austretenden Blutes, wird aber erst durch jene besonderen Bedingungen zur gesetzmässigen Leistung der Gefässbildung gezwungen. — Eine andere und höhere Bedeutung gewinnt die Bildungsthätigkeit des Blutstromes, sobald wir nicht nur den Aufbau der primitiven

Gefässe, sondern ihren Zusammenhang, die kontinuirliche Leitung des kreisenden Blutes ins Auge fassen. Morphologisch bleiben jene Gefässe gesetzmässig ausgebildete und angeordnete Lücken des interstitiellen Bildungsgewebes; dadurch aber, dass ihre ersten in unmittelbarer Nähe des Herzens befindlichen Anlagen sich sehr frühzeitig mit demselben verbinden, wird die aktive Bildungsursache in die schon bestehenden Gefässe verlegt und wirkt von dort aus successiv in bestimmten Richtungen fortschreitend, sodass einerseits das arterielle, anderseits das venöse Gefässsystem, deren Trennung erst später erörtert werden soll (vgl. Abschnitt X), von den Wurzeln aus in zusammenhängenden Verzweigungen auswachsen. Es fragt sich nur, wie weit eine solche Entwickelung fortgeht. Aus der bisherigen Darstellung erhellt, dass die primitiven Gefässe als sekundär-morphologische Theile nur unter bestimmten Bedingungen entstehen, welche durchaus nicht an allen Stellen des ganzen Körpers gegeben sind; im folgenden werde ich eine zweite Art von Gefässbildung beschreiben, welche die von der ersteren zurückgelassenen Lücken ausfüllt, daher unter ganz veränderten Bedingungen die nicht bestimmt vorgeschriebenen Blutbahnen herstellt. Wenn es nun auch unmöglich ist, die einzelnen Grenzen beider Gebiete durch direkte embryologische Beobachtungen zu bestimmen, so glaube ich doch mit Rücksicht auf jene doppelte Bildungsweise ohne wesentliche Fehler zur ersten Gruppe der primären oder Hauptgefässe alle im allgemeinen regelmässig verlaufenden Arterien und Venen, zu den sekundären Gefässen dagegen die unbeständigen und unregelmässigen Fortsetzungen der ersteren mit Einschluss aller Haargefässe zählen zu dürfen. Von dieser Eintheilung kann man die Dottergefässe ausschliessen, insofern ihre Entstehung mit der Blutbildung zusammenhängt; und auch die Gefässe der Leber und der Urnieren entstehen aus einer gewissen Modifikation des ersten Typus (vgl. Abschnitt X, XI). — Bevor ich jedoch zur sekundären Gefässbildung übergehe, will ich noch über den Bau der Wand der Hauptgefässe einige Worte hinzufügen. Als der die primitiven Gefässräume unmittelbar begrenzende Theil des interstitiellen Bildungsgewebes ist die ursprüngliche Gefässwand ein von innen her abgeplattetes und geebnetes Zellennetz, welches aber nach aussen seine Verbindundungen mit dem übrigen Bildungsgewebe behält und dadurch gerade die ununterbrochene Fortsetzung der Gefässbildung ermöglicht. Ich bemerkte ebenfalls, dass offenbar in Folge der Abplattung und Verbreiterung der nicht entsprechend auseinanderrückenden Zellen ihre Verbindungsbrücken kürzer und breiter, die von ihnen umschlossenen Maschen enger würden (*Fig. 210*). Die

Umbildung dieses Netzwerks zu einer zusammenhängenden Haut habe ich im einzelnen nicht verfolgen können. Wenn man aber die nachweisbar noch fortdauernde Verdünnung der primitiven Gefässwand und den ganz ähnlichen Entwickelungsgang der äusseren Chordascheide berücksichtigt, so darf man annehmen, dass die spätere Haut als eine Fortsetzung des anfangs beobachteten Vorgangs entsteht, indem mit der Abplattung der Zellen die Verengerung ihrer Zwischenräume Schritt hält und zuletzt eine vollständige Verschmelzung der ersteren zu einer nicht mehr zelligen Membran herbeiführt (*vgl. Taf. XII Fig. 212a*). Eine solche Membran, welche ähnlich der noch nicht differenzirten äusseren Chordascheide aus einer kontinuirlichen homogenen Grundsubstanz mit den eingestreuten Kernen besteht, halte ich für die Anlage der epithelialen Innenhaut der Arterien und Venen, weil sie nach der Entwickelung der sich anschliessenden Haargefässe unmittelbar in deren Wand übergeht. Alsdann würden die Epithelzellen nachträglich um die freien Kerne entstehen, alle übrigen Theile der Gefässwand aber aus dem interstitiellen Bildungsgewebe, der Anlage der meisten Bindesubstanzen, von aussen angelagert werden, wobei natürlich zunächst an die freien Dotterbildungszellen und deren spätere Analoga gedacht werden muss.

Ich habe es oben zu erklären versucht, warum die Hauptgefässe nur in bestimmten Linien sich entwickeln, und alle übrigen Räume daher auf eine andere Weise mit Gefässen versehen werden müssen. Solche Räume sind überall dort zu finden, wo das Bildungsgewebe nicht in regelmässige Grenzen von bestimmter Ausdehnung eingeschlossen ist, also zunächst in den Membranae reunientes und an fortlaufenden Flächen (Oberfläche des Centralnervensystems, der Bauchmuskeln), später gerade in den engsten Spalten innerhalb der Organe, sobald das Bildungsgewebe so weit vorgedrungen ist, oder in der nächsten Umgebung der schon bestehenden Hauptgefässe. Da allen diesen Räumen bestimmt angeordnete Widerstände gegen die sich ansammelnde Interstitialflüssigkeit gerade fehlen, so können die sekundären Gefässe auch nicht aus den Interstitien, d. h. als Intercellularräume entstehen; und die bisherige Darstellung lenkt daher die Aufmerksamkeit ganz naturgemäss auf das Zellennetz des Bildungsgewebes selbst. — Etwa in der Mitte der zweiten Larvenperiode beginnt an einzelnen Stellen desselben, welche aber mit den schon bestehenden Gefässen gewöhnlich in keinem unmittelbaren Zusammenhange stehen, eine Umbildung der Zellensubstanz, welche an die Vakuolenbildung in den ursprünglichen Chordazellen erinnert und im wesentlichen in einer verstärkten Auf-

saugung der Interstitialflüssigkeit in das Innere der Zellen beruht (*Taf. XII Fig. 211. 212*). In den eigentlichen Zellenkörpern wird erst die feste Dottersubstanz aufgelöst und dann verflüssigt, was man an der Lichtbrechung der an ihre Stelle tretenden Substanz erkennt. In den dünnen Verbindungsfäden und ihren konischen Ursprungsstellen, wo die Dotterplättchen bereits fehlen, scheint aus diesem Grunde die Aufsaugung der Flüssigkeit beschleunigt zu sein; denn diese Theile schwellen rasch bis zu einem ansehnlichen Durchmesser an und sind schon mit klarer Flüssigkeit gefüllt, während die Dottersubstanz der Zellenkörper noch in der Auflösung begriffen ist. Zugleich bemerke ich aber in dieser Flüssigkeit zerstreute Dotterplättchen, welche unmittelbar vorher in den Verbindungsfäden fehlten und daher nur aus den anstossenden Zellenkörpern hineingeschwemmt sein können; woraus zu schliessen ist, dass die Flüssigkeit jener röhrenförmigen Verbindungsstücke die feste Substanz der anstossenden Zellenkörper unterwühlt und deren Zerfall beschleunigt. Und wenn man ferner berücksichtigt, wie die letzteren sich in ihrer Gestalt den sie verbindenden kurzen Röhrchen anpassen, so wird man den Einfluss solcher im wesentlichen bereits fertigen Abschnitte den Gefässanlagen auf die ihnen angeschlossenen, noch in der Umbildung begriffenen nicht verkennen (*vgl. Fig. 211*). Es ist klar, dass die Entwickelung dieser mit Flüssigkeit gefüllten Röhren die gleichzeitige Bildung einer sie umschliessenden Membran voraussetzt, da die Embryonalzellen eine solche nicht besitzen. Eine derartige Verdichtung der peripherischen Schichten scheint überhaupt eine nothwendige Begleiterscheinung oder Folge der Verflüssigung eines Zelleninnern zu sein, und wenn ich dabei wiederum an die sich umbildenden Chordazellen erinnere, so lässt sich gleich noch eine Aehnlichkeit der sekundären Gefässanlagen mit denselben hervorheben. In beiden Fällen werden die Kerne in die Auflösung der übrigen Zellensubstanz nicht einbezogen, sondern an die Peripherie gedrängt, abgeplattet und in die sich gerade bildende Membran aufgenommen. An den Gefässanlagen ist übrigens die Vermehrung ihrer Kerne durch Theilung leicht nachweisbar, indem man oft in einem Zellenkörper zwei und mehr Kerne dicht zusammengedrängt, und anderseits einen Theil derselben bis in die ursprünglichen Fortsätze vorgerückt findet. Es spricht sich darin sehr deutlich die Auflösung des Bestandes der einzelnen Zellen aus, indem nicht nur ihre mit einander verschmolzenen Leiber in kontinuirliche Röhren verwandelt werden, sondern ihre in die Röhrenwand verdrängten Kerne sich in derselben ohne Rücksicht auf die ehemaligen Grenzen der zugehörigen Zellen verbreiten: die Einzeltheile

der letzteren werden eben aus der individuellen Anordnung in eine Massenordnung übergeführt. — Alle diese Umbildungen des Zellennetzes des Bildungsgewebes lassen sich an geeigneten Stellen, z. B. an der Oberhaut des Centralnervensystems (Pia mater), nebeneinander und in kontinuirlichem Uebergange beobachten. Die betreffende Abbildung Fig. 212 zeigt uns ferner diejenige seltenere Form der sekundären Gefässbildung, wo das gesammte Zellennetz des zu Grunde liegenden Bildungsgewebes in der angegebenen Weise kanalisirt wird (*vgl. Taf. XI Fig. 209*). Die natürliche Folge davon ist, dass die neugebildeten Gefässe gleichfalls ein Netzwerk darstellen, welches in Folge der Anschwellung der ursprünglichen Zellenfortsätze ziemlich engmaschig ist und sich frühzeitig mit dem nächsten Hauptgefässe, im angezogenen Falle der A. basilaris, verbindet. Denn es erhellt, dass, wenn alle Zellenfortsätze einer bestimmten Region des Bildungsgewebes zur Gefässbildung herangezogen werden, dies auch diejenigen trifft, welche mit den Wandzellen der benachbarten Hauptgefässe zusammenhängen. Bei der Eröffnung des sekundären Gefässnetzes in das Hauptgefäss fliessen aber zuerst nur die beiderlei Fluida zusammen, weil die Lichtung der sekundären Gefässröhren anfangs noch zu eng ist, um den Eintritt der Blutzellen zu gestatten (*Fig. 212*). Da jedoch die beiderseitigen Flüssigkeiten gleicherweise aus der Interstitialflüssigkeit abstammen, so verhalten sich die sekundären Gefässe zum eindringenden Blutstrom ebenso wie die allerersten Gefässe: der in beiderlei isolirten Anlagen befindliche flüssige Inhalt ist mit vollem Recht auch vor der Beimischung von Blutzellen ein embryonales Blutserum zu nennen, sodass der Blutstrom ebenso wenig einen völlig neuen Inhalt in die vorgebildeten Bahnen einführt, als er dieselben erst ausgräbt. Denn wenn auch die vom Hauptgefäss entspringenden Zellenfortsätze in manchen Fällen früher ausgehöhlt werden als die davon entfernteren, so scheint mir doch, nachdem ich die unzweifelhaft isolirten Gefässanlagen beobachtet habe, die Annahme natürlicher, dass der Blutstrom die auf endosmotischem Wege bereits kanalisirten Fortsätze bloss erweitere, als dass sein Stoss gerade diejenigen Stellen der von ihm bespülten Gefässwand, welche Fortsätzen zum Ursprung dienen, durchbohre und darauf die letzteren aushöhle. — Diese Bemerkungen über die Verbindung mit den Hauptgefässen beziehen sich auf alle sekundären Gefässe; nicht alle entstehen jedoch wie die erwähnten unter Benutzung des gesammten zur Stelle befindlichen Bildungsgewebes. Gerade in den weiteren Regionen desselben, z. B. in der Membrana reuniens superior des Rückens, wo die vollständig isolirten Gefässanlagen so überaus deutlich zu

sehen sind, umfassen sie nur gewisse verzweigte Linien in dem ganzen Zellennetze, bei deren unregelmässiger Gestalt es ganz unmöglich ist, die lokalen Ursachen der getroffenen Auswahl zu entdecken (*Fig. 211*). Im einzelnen geht dort die Entwickelung durchaus in der beschriebenen Weise vor sich, und es bliebe nur die Erscheinung zu erörtern, dass solche Gefässanlagen trotz ihrer unregelmässigen Form und Ausdehnung endlich doch zu einem geschlossenen Röhrensystem und mit den Hauptgefässen zusammenfliessen. Ohne die mehrfach betonte allseitige Kontinuität des interstitiellen Bildungsgewebes wäre ein solcher Fortgang der Entwickelung nicht recht verständlich, wenn man nicht zu unbegründeten Hypothesen seine Zuflucht nehmen will; durch die Erkenntniss jener besonderen Erscheinungsform des Bildungsgewebes ist zunächst die Möglichkeit sichergestellt, dass die sekundären Gefässanlagen nach allen Seiten Fortsetzungen erhalten und folglich Verbindungen sei es unter sich, sei es mit Hauptgefässen eingehen. In der Ausführung dessen vermag ich aber ein bestimmtes allgemeines Formgesetz nicht zu erkennen; ebenso wie die Ausbildung der ersten, auf gewisse Linien beschränkten und isolirten sekundären Gefässanlagen von der zufälligen Anordnung der dazu geeignetsten Stellen des Bildungsgewebes abhängt, müssen auch die späteren Verbindungen ihrer unregelmässigen Verzweigungen gewissermassen dem Zufall unterliegen, wobei jedoch gewisse günstige und sie daher bestimmende Bedingungen nicht zu verkennen sind. Wenn sekundäre Gefässanlagen einander oder primären Gefässen so nahe kommen, dass nur eine relativ kurze Zellenbrücke zwischen ihnen übrig bleibt, so wird sie wie ich glaube unter dem Einflusse der von zwei Seiten sich ihr anschliessenden, mit Serum gefüllten Hohlräume leichter ausgehöhlt werden als andere in indifferentes Bildungsgewebe übergehende Fortsätze derselben Anlagen; gerade so wie in den ersten sekundären Gefässanlagen die Aushöhlung der zwischen die bereits röhrenförmigen Abschnitte eingeschalteten, noch undurchgängigen Theile (Zellenkörper) unter dem Einflusse der ersteren beschleunigt wird. Mit anderen Worten, die Verbindung zweier benachbarter Enden von sekundären Gefässanlagen oder einer solchen und eines benachbarten Hauptgefässes auf dem nächsten Wege des mit ihnen zusammenhängenden Bildungsgewebes ist im allgemeinen wahrscheinlicher als ihre Fortsetzung in getrennten Bahnen. Und diese günstigen Bedingungen für die Herstellung eines geschlossenen Gefässnetzes steigern sich noch, sobald der Blutstrom in das sekundäre Gefässsystem eingedrungen ist und ähnlich wie bei den Hauptgefässen die Kanalisirung der mit den fertigen Gefässen zusammenhän-

genden Theile des Bildungsgewebes unterstützt und anregt. Auf diese Weise verbreitet sich das sekundäre Gefässsystem als kontinuirliche Fortsetzung des primären schon zu Ende der ersten Larvenperiode durch alle Körpertheile, sodass für isolirte, d. h. mit fertigen Gefässen nicht unmittelbar verbundene sekundäre Gefässanlagen eigentlich kein Raum mehr vorhanden ist, und die quellenden, zur Gefässbildung sich vorbereitenden Zellenstränge oder einzelnen Fäden des Bildungsgewebes nur im Anschlusse an die fertigen Gefässe und vorzugsweise, wenn nicht ausschliesslich von den Stellen aus kanalisirt werden, wo sie mit jenen zusammenhängen und die Verflüssigung ihres Innern vom Blutstrome her begünstigt und beschleunigt wird. In diesen vorgerückten Perioden, wann die Dotterplättchen bereits aus dem ganzen Bildungsgewebe verschwunden sind, erscheinen die Bilder, an denen man bisher allein die Entwickelung der Gefässe studirte und welche man, wie ich behaupten muss, falsch deutete, weil die nothwendige Kenntniss von der vorausgegangenen Entwickelung und überhaupt von dem Bestande des interstitiellen Bildungsgewebes, sowie von der Abstammung aller Gefässe aus demselben fehlte. Auch ich sehe an den Gefässen des Larvenschwanzes, dieses bevorzugten Objekts histiogenetischer Untersuchungen, feinere und gröbere Fortsätze entspringen, welche theils mit noch indifferenten Zellen des Bildungsgewebes und so indirekt untereinander zusammenhängen, theils unmittelbar fertige Gefässe verbinden, oder endlich scheinbar frei enden (*Taf. XII Fig. 213*). Die Kanalisirung der ersteren habe ich an lebenden Larven verfolgt, und gefunden, dass sie durchaus übereinstimmend mit der oben gegebenen Darstellung verläuft. Erst schwellen die Fortsätze vor ihrer Aushöhlung etwas an, ferner erfolgt die letztere zuerst an den dazu geeignetsten Ursprungsstellen der Fortsätze, um dann in den dazu vorbereiteten Bahnen fortzuschreiten. Dass dabei ein Zusammenfluss der benachbarten Röhrenenden vermittelst der nächsten Verbindungsbahn des Bildungsgewebes stattfindet, bedarf nach dem oben Gesagten keiner weiteren Erläuterung.* Noch einfacher liegen die Verhältnisse bei den direkten, meist fadenförmigen Verbindungen zweier Blutgefässe, welche Fäden bei der Ausdeh-

* In der Fig. 213 sind diese Verbindungen der fertigen Blutgefässe mit den Zellen- und Fasernetzen des Bildungsgewebes nur an zwei Stellen (h, h) in geringer Entwickelung, viel charakteristischer dagegen an den Lymphgefässen zu sehen (m, m. o, o), welche sich im wesentlichen ganz so wie die Blutgefässe entwickeln.

nung der ganzen wachsenden Gewebsmassen gewöhnlich in geraden Linien angespannt erscheinen (*Fig. 213 i, i*). Wie steht es nun aber mit den scheinbar frei auslaufenden Gefässfortsätzen, aus denen schliesslich fortlaufende Gefässschlingen entstehen? Dass sie aus der glatten Gefässwand hervorwüchsen (Gefässsprossen), behauptet doch wohl niemand thatsächlich gesehen zu haben; ich darf sie daher mit Recht für die ursprünglichen Fortsätze derjenigen Zellen erklären, welche die zugehörigen Gefässe in der einen oder der andern Weise bildeten. Wenn man sich ferner davon überzeugt hat, welche Mühe es kostet, an möglich dünnsten Präparaten der Gewebe eben des Larvenschwanzes die feinsten Fasernetze des Bildungsgewebes zu verfolgen (*vgl. Fig. 220*), wird man nicht behaupten können, dass alle am unversehrten Schwanze der lebenden Larve, also unter sehr viel ungünstigeren Beobachtungsbedingungen gesehenen, scheinbar freien Gefässfortsätze wirklich solche sind. Und wenn endlich ein solcher Fortsatz nach der herrschenden Ansicht während seiner Umbildung mit seinem freien Ende bogenförmig und genau auf dasjenige des benachbarten Fortsatzes stossen soll, um eine Gefässschlinge zu bilden, so kann ich mich zu der Annahme eines solchen unerklärlichen, aus offenbar unvollkommener Beobachtung erschlossenen Vorgangs um so weniger entschliessen, als sich die ganze Erscheinung natürlich und mit den günstiger beobachteten analogen Fällen vollkommen übereinstimmend erklärt, sobald man annimmt, dass die ursprünglichen feinen Verbindungen der Fortsätze bei der Ungunst der Beobachtungsbedingungen sich der Erkenntniss entzogen. Das allmähliche Hervorwachsen der angeblich frei auslaufenden Gefässfortsätze wäre demnach als die von ihrer Wurzel aus fortschreitende Anschwellung der am lebenden Thiere unsichtbaren Fäden aufzufassen, deren schon vorher bestehender Zusammenhang die Bildung der Gefässschlingen vorzeichnet, indem, wie ich auseinandersetzte, die nächsten Verbindungen zweier Gefässröhren leichter kanalisirt werden als ihre ins indifferente Zellennetz übergehenden Fortsetzungen. — Da die spätere Ausbreitung des sekundären Blutgefässnetzes von dem durch die Dotterbildungszellen unterhaltenen Wachsthume des interstitiellen Bildungsgewebes abhängig ist, so bedarf es kaum der Erwähnung, dass die Faser- und Zellennetze des letzteren nur in Bezug auf die einzelne in ihnen stattfindende Gefässentwickelung als vorgebildet betrachtet werden müssen, im übrigen aber sich zu jeder Zeit neubilden können. Denn nachdem Golubew die Umbildung der aus fertigen Kapillargefässen austretenden Blutzellen in die sogenannten Sternzellen, d. h. die Elemente des Bildungsgewebes, in späteren Entwickelungs-

perioden direkt beobachtet hat, ist es höchst wahrscheinlich, dass dieser Verlauf der beständigen Ergänzung des allgemeinen Bildungsgewebes, welcher schon vor der Existenz von Kapillargefässen durch die Vermittelung der primitiven Hauptgefässe in ganz ähnlicher Weise bestand, sich mit gewissen Abänderungen bis in das spätere Leben des ausgebildeten Thieres erhält. Diese Abänderungen bestehen einmal darin, dass die sekundären Gefässe nicht netzförmig durchbrochen sind, der unzweifelhafte Austritt der Blutzellen aus ihnen daher unter anderen, noch nicht genügend erkannten Bedingungen erfolgt; und da die Wände der Hauptgefässe und eines Theiles der sekundären Gefässe sich allmählich verdichten und verdicken, so wird der Blutaustritt endlich gerade auf die aus den letzteren hervorgehenden Kapillaren beschränkt. Ferner sind die später austretenden Blutzellen nicht mehr die indifferenten, dotterhaltigen Gebilde wie in der ersten Larvenperiode, sondern vollständige und wirkliche „Elementarorganismen“ (vgl. Abschnitt X, XI), deren selbstständige Bewegungen und Formveränderungen ihre Anpassung an die verschiedensten Gewebe, namentlich aber die Einfügung in das Zellennetz des interstitiellen Bildungsgewebes wesentlich unterstützen. Immerhin bleibt es sehr bemerkenswerth, dass die doppelte Thätigkeit des Blutes, nämlich der allgemeinen Ernährung durch die beständige Erneuerung und Ergänzung jeder Interstitialflüssigkeit und der plastischen Bildung durch die auswandernden Bildungszellen (Wanderzellen), schon zu derselben Zeit wie die histiologische Entwickelung des Embryo überhaupt ihren Anfang nimmt.

Ein Vergleich der primären und sekundären Gefässbildung weist zunächst einen bedeutsamen Unterschied beider nach ihrem Ursprunge auf; die erstere verwandelt röhrenförmige Intercellulargänge des Bildungsgewebes, die andere ebensolche Intracellulargänge in Blutgefässe, wobei dort nur die schon bestehende Interstitialflüssigkeit als erstes Blutserum eingeschlossen, hier dasselbe erst durch Vermischung der aufgesogenen Flüssigkeit mit dem aufgelösten Zelleninnern hergestellt wird. Die Ursachen dieser Verschiedenheit habe ich weiter oben zu erläutern versucht; der schliessliche Erfolg der Bildung ist aber in beiden Fällen derselbe. Denn einmal ist der letztgenannte Unterschied ein ganz unwesentlicher, da es sich bei der Bildung des Blutserums doch nur um die stoffliche Zusammensetzung handelt, welche dieselbe bleibt, ob nun die Dotterlösung innerhalb der Zellen diluirt oder in Folge der endosmotischen Vorgänge bei der allmählichen Umbildung der Zellen ausserhalb derselben der Interstitialflüssigkeit beigemischt wird. Was aber den Formwerth des Gewebes

der einfachen Gefässwände (Innenhaut und Kapillarwand) betrifft, so muss ich ihn auf Grund derselben Erwägung, welche mich bei der Beurtheilung der verschieden angelegten Muskelfasern leitete, bei primären und sekundären Gefässen für ganz gleich erklären. In beiden Fällen wird der Formbestand der die Gefässwand bildenden Embryonalzellen, wie aus meiner Darstellung genugsam erhellt, vollständig aufgelöst und dadurch ihre individuelle Formentwickelung unterbrochen, sodass der Formwerth der Elemente einer fertigen Gefässwand nicht mehr genetisch, sondern nur nach dem gerade vorliegenden anatomisch-physiologischen Befunde beurtheilt werden darf. Nun besteht aber die Wand der primären wie der sekundären Gefässe in der früheren Larvenzeit gleicherweise aus einer homogenen Membran mit eingestreuten, sich stetig vermehrenden Kernen; wo sie später in den Arterien und Venen zur Innenhaut wird, zerfällt die Grundsubstanz in zellenähnliche Bezirke, welche sich um je einen Kern bilden, und in den Kapillaren, deren Wand durch keinen äusseren Ueberzug verstärkt wird, lässt sich jene sekundäre Zellenbildung wenigstens künstlich veranschaulichen, sodass, wenn man in den bekannten Silberfiguren auch nicht den Ausdruck eines vollkommenen Zellengefüges sehen mag, dieselben doch im allgemeinen die Grenzen der von den einzelnen Kernen beherrschten Gebiete der Grundsubstanz darstellen dürften, in dem Sinne wie Virchow die von ganzen Zellen abhängigen „Zellenterritorien" auffasste. Man kann also sagen, dass die Zellenbildung in den Wänden der Haargefässe bloss weniger weit fortgeschritten ist als in der Innenhaut der Arterien und Venen, was aber die wesentliche Uebereinstimmung beider Membranen nicht beeinträchtigt. Ganz besonders wird dies dadurch bestätigt, dass in jenen sekundären Gefässen, welche sich in Arterien und Venen verwandeln, dieselbe Membran zur epithelialen Innenhaut wird, welche in der unmittelbaren kapillären Fortsetzung keine vollkommenen Zellen entwickelt; dass also zwischen beiden Zuständen kontinuirliche Uebergänge in derselben Grundlage bestehen. Wenn daher die Bedeutung der intra- und intercellulären Abschnitte des Blutgefässsystems auf die allerersten Entwickelungsstufen desselben beschränkt bleibt, so bringt uns dies wieder einen Schritt näher zur Auffassung, dass ganz allgemein der Formwerth der Gewebselemente von ihrer Genese unabhängig ist.

In der voranstehenden Entwickelungsgeschichte der Blutgefässe habe ich dargestellt, wie sie anfangs in selbstständigen Anlagen, dann im Anschlusse an die schon bestehenden Gefässe und unter dem Einflusse des sie durchströmenden Blutes im Bildungsgewebe entstehen und durch die kontinuirlichen

Netzbahnen desselben sich allmählich immer weiter ausbreiten. Aber schon während der ersten Ausbildung dieses Gefässnetzes haben sich andere davon unberührte Theile des interstitiellen Bildungsgewebes in anderer Weise umzubilden begonnen, sodass sie dadurch die Fähigkeit zur Gefässbildung verlieren. Ueberall wo diese Theile des Bildungsgewebes mit den fertigen oder in Entwickelung begriffenen Gefässen zusammenhängen, lösen sich die Verbindungsfäden entweder in Folge der heterogenen Differenzirung von den Gefässen allmählich ab, oder wenn dies trotz der divergenten Entwickelung nicht geschieht, so büssen sie doch die innige Gewebskontinuität mit der primitiven Gefässwand ein und werden zu bloss angelagerten Gewebstheilen, welche die Anfügung neuer Bildungselemente an jene Gefässwand unterstützen oder deren späteren Zusammenhang mit anderen Geweben, insbesondere den Nerven vermitteln mögen. Auf diese Weise wird das Blutgefässnetz aus dem kontinuirlichen Gefüge des interstitiellen Bildungsgewebes als besonderes Gewebssystem herausgelöst, ohne jedoch allen Zusammenhang mit den übrigen Geweben einzubüssen und unbeschadet der Fähigkeit, bei der ununterbrochenen Ausbreitung und Ergänzung des Bildungsgewebes den eigenen Bestand fortdauernd auszudehnen.

Während dieser Herauslösung des Blutgefässsystems entwickelt sich das Lymphgefässsystem, welches Kölliker im Schwanze der Froschlarven entdeckte und dessen Verzweigungen ich an dem gleichen Objekte untersuchte. Ihre erste Entstehung im Bildungsgewebe konnte ich nicht mit Sicherheit ermitteln; da sie aber auf einer vorgeschrittenen Entwickelungsstufe nur durch den Mangel eines Blutstroms, durch kleinere Lichtung und grössere Zartheit, nicht aber in ihrer äusseren Gestalt und dem Bau ihrer Wand sich vor den sekundären Blutgefässanlagen auszeichnen, und da sie ferner alsdann noch mit unvollkommen ausgehöhlten oder selbst soliden Zellen- und Fasernetzen zusammenhängen und in solche auslaufen, so schliesse ich daraus, dass die Lymphgefässe sich in ähnlicher Weise bilden, wie die sekundären Blutgefässe (*Taf. XII Fig. 213*). Aus diesem Grunde will ich mich bei ihrer Histiogenese nicht aufhalten und nur noch die Verbindung dieser Gefässanlagen zu einem besonderen kontinuirlichen Röhrensystem der Betrachtung unterziehen. Entwickelte sich das ganze Lymphgefässsystem bloss aus dem Zusammenflusse jener feinen netzförmigen Anlagen und gar zur selben Zeit mit den isolirten sekundären Blutgefässanlagen, so wüsste ich keinen haltbaren Grund anzugeben, warum die beiderlei gleichartigen Anlagen in dem ihnen gemeinsam zu Grunde liegenden kontinuirlichen Netzwerke des Bildungsgewebes sich nicht vielfach mitein-

ander verbinden sollten. Das Lymphgefässsystem hat aber auch eine morphologische Anlage, welche jedoch als Theil des Darmblattes (Schwanzdarm) erst später beschrieben werden soll (vgl. Abschnitt X). Dieser unter der Wirbelsaite hinziehende Zellenstrang, an welchen sich das umgebende Bildungsgewebe schon bei seiner ersten Entstehung befestigt, verwandelt sich in den subvertebralen Lymphgefässstamm, nachdem das sekundäre Blutgefässnetz bereits angelegt ist; und erst darauf erscheinen die in zarte Zellennetze auslaufenden Verzweigungen jenes Stammes (*Taf. XIII Fig. 214. 215. Taf. XXI Fig. 372. 377*). Es folgt daraus, dass das aus dem Bildungsgewebe hervorgehende Lymphgefässsystem erst im Anschlusse an den bereits hergestellten Gefässstamm entsteht und zwar zu einer Zeit, wann auch die weitere Ausbildung des Blutgefässsystems sich lediglich auf eine wachsende Verzweigung und Verbindung schon bestehender Blutbahnen beschränkt. Die beiden Gefässsysteme breiten sich also, von einem bestimmten Zeitpunkte an, von genetisch gesonderten Stammbahnen in dasselbe Bildungsgewebe aus, jedoch mit einem bemerkenswerthen Unterschiede in den wirkenden Bildungsursachen. Sobald der Lymphgefässstamm vollendet ist, mündet er auch schon an der Schwanzwurzel in die Venen, sodass der Abfluss seines Inhalts die Aufsaugung der Interstitialflüssigkeit in die mit ihm unmittelbar verbundenen Theile des Bildungsgewebes und dadurch deren Umbildung zu Verzweigungen des Lymphgefässstammes hervorruft. Da nun jener Abfluss fortdauert, eine andere Zufuhr als aus der Interstitialflüssigkeit sich aber nicht entwickelt, so wird die Aufsaugung der letzteren zur bleibenden Funktion des Lymphgefässsystems. Das Blutgefässsystem, welches ganz in derselben Weise durch stärkere Ansammlung oder Aufsaugung jener Flüssigkeit in die zu bildenden Röhren angelegt wurde, hat diesen Bildungsgang zur Zeit der Lymphgefässentwickelung bereits verändert und gewissermassen umgekehrt, indem das in die ersten Gefässe einströmende Blut unter dem Drucke des Herzstosses nur nach aussen diffundiren kann, d. h. sowohl in die freie Interstitialflüssigkeit als auch in die sich an die Gefässwand unmittelbar anschliessenden Zellenstränge, welche dadurch eben von den fertigen Gefässen aus kanalisirt werden und dann deren Thätigkeit erben. Diese formale Verschiedenheit der endosmotischen Grundbedingungen beider Gefässbildungen, welche allerdings den allgemeinen Charakter der betreffenden Histiogenese nicht berührt und dieselbe bei Lymph- und sekundären Blutgefässen gleich verlaufen lässt, scheint mir dagegen die Verbindung beider verschiedenen Stromgebiete im Bildungsgewebe zu verhindern; denn wo eine Lymph- und

eine Blutgefässanlage auf den Zellenbahnen des Bildungsgewebes einander nahe kommen, werden ihre verschieden gerichteten Diffusionsströme leichter ein jeder für sich in den anstossenden indifferenten Theilen des Gewebes Anpassungen hervorrufen, als sich einander anpassen, ist also eine getrennte Fortsetzung beider Anlagen viel wahrscheinlicher als ihr Zusammenfluss. Diese Trennung beider Gefässsysteme und ihre entgegengesetzten Funktionen stehen aber auch in innigem ursächlichen Zusammenhange. Denn sowie bekanntlich die Diffusion des Blutes aus den geschlossenen Blutbahnen nur so lange möglich ist, als einerseits die allgemeine Interstitialflüssigkeit durch den ununterbrochenen Abfluss in die Lymphgefässe und anderseits das Blut selbst durch die Zufuhr desselben Lymphstromes in den erforderlichen Spannungsverhältnissen erhalten werden, so beruht auch die Fortentwickelung beider Gefässsysteme auf denselben Grundsätzen. Vor der Entwickelung des peripherischen Lymphgefässsystems ist nämlich der Uebertritt des Blutes in die Gewebszwischenräume abhängig von der andauernden Ausdehnung derselben einerseits und der beständigen Zufuhr von der Dotterzellenmasse (Blutzellen) und dem flüssigen Darminhalte anderseits. Sobald diese Zufuhr bei der fortschreitenden Umbildung des Darmkanals versiegt und von der periodisch unterbrochenen Aufsaugung der aufgenommenen Nahrung ersetzt wird, würden die Spannungen des geschlossenen Blutkreislaufs und der allgemeinen Interstitialflüssigkeit während der Pausen sofort ausgeglichen und mithin die Diffusion des Blutes sistirt werden, wenn nicht die Entwickelung des Lymphgefässsystems jene Ausgleichung verhinderte und gleichsam einen beständigen Kollateralkreislauf von den Blutkapillaren durch die Gewebe in die Lymphgefässe und darauf die Venen herstellte. Der regelmässige Verlauf dieses vom Blute ausgehenden Stromes ist aber gerade die Ursache, dass stets die ihm nächsten Zellennetze des Bildungsgewebes im Zusammenhange kanalisirt werden und das Blutgefässsystem auf diese Weise kontinuirlich auswächst, während andernfalls seine Zunahme vom zufälligen Anschluss getrennter und blind endigender Röhrennetze abhängig und eine ebenso zufällige Verbindung mit dem Lymphgefässsystem nicht ausgeschlossen wäre. Anderseits ist die Ausbreitung des letzteren unmittelbar abhängig von einer entsprechenden Entwickelung der Blutbahnen, indem diese die Menge der aufzunehmenden Lymphe, also auch den Abfluss derselben bestimmen, welcher, wie ich oben ausführte, als die Ursache der Bildung von neuen Lymphgefässen angesehen werden kann. — Ausser den eben besprochenen Lymphgefässen, die ich gleich meinen Vorgängern nur im

Larvenschwanze, einen Theil der Rückenflosse mit einbegriffen, verfolgt habe, gibt es noch andere Lymphbahnen, auf welche ich erst weiter unten beim Bindegewebe zu sprechen komme.

Die selbstständig angelegten Nervenstämme kommen, indem sie in das Bildungsgewebe hineinwachsen, alsbald mit Theilen desselben in Berührung und verbinden sich darauf mit ihnen. Da ich niemals isolirte Anlagen von Nervenverzweigungen im Bildungsgewebe antraf, welche sich nicht hätten bis zu den Nervenstämmen verfolgen lassen, so muss ich annehmen, dass die eigenthümliche histiologische Sonderung dieser Stämme durch ihre Fortsetzung in die angeschlossenen Zellenbahnen des Bildungsgewebes die letzteren erst dem Nervensystem anpasst. Auf diese Weise schreitet die feinere Nervenverzweigung allerdings centrifugal fort, aber nicht von den eigentlichen Nervencentren, sondern bloss von den ursprünglich angelegten Nervenstämmen aus, und nicht durch ein Auswachsen derselben, sondern durch eine Anpassung von sich ihnen anfügenden neuen Theilen. Dies sind natürlich nur solche Abschnitte des interstitiellen Zellennetzes, welche nicht schon in irgend einer anderen Richtung sich zu differenziren begonnen haben; und auf diesen Bahnen geht die Nervenbildung so weit fort, bis sie die zur Schlussbildung der Nervenenden geeigneten Stellen in Muskeln, Epithel- und Drüsenzellen u. s. w. erreicht hat. Innerhalb des Bildungsgewebes ist es auch leicht nachzuweisen, dass die einzelnen ursprünglichen Zellenfortsätze desselben zu ganzen Nervenbündeln werden, und gerade im Schwanze jüngerer Larven offenbaren sich die Knotenpunkte des feinen, meist geradlinigen Nervennetzes auf das deutlichste als die regelmässigsten Sternzellen, deren Verbindungen durch die Ausdehnung des ganzen Netzes sehr lang ausgezogen wurden (*Taf. XII Fig. 213*). Aber auch für stärkere Nervenzweige lässt sich die ursprüngliche Zusammensetzung eines längeren Abschnittes aus wenigen Zellen, deren Fortsätze theils sich zu einem Stämmchen verbinden, theils zu selbstständigen Verzweigungen divergiren, mit aller Sicherheit feststellen, wenn die betreffende Stelle, wie z. B. am Ende des Ramus nasalis vom N. trigeminus, an verschiedenen Larven leicht aufgefunden und bestimmt werden kann (*Fig. 219*). Für die ausserordentlich reichen netzförmigen Endverzweigungen der Schwanznerven oder mit anderen Worten, für ihre Zusammensetzung aus stark verästelten Sternzellen verweise ich bloss auf Fig. 220.

Die dritte Gewebsform, welche aus dem interstitiellen Bildungsgewebe hervorgeht, umfasst eine Gruppe von äusserlich verschiedenen Bildungen, welche

aber wegen ihrer gleichartigen Funktionen und der mannigfachen Uebergänge in einander sehr nahe verwandt erscheinen und desshalb mit einem gemeinsamen Namen als „Bindesubstanz" bezeichnet werden. Vergegenwärtigt man sich, dass dieselbe nicht nur als Bindemittel der physiologisch höheren Gewebe, sondern auch in Form von Scheiden, Stützen und Unterlagen für dieselben erscheint, so wird man finden, dass die Bindesubstanz dem ursprünglichen Charakter des interstitiellen Bildungsgewebes insofern am meisten getreu bleibt, als sie beide eine allgemeine, indifferentere Grundmasse darstellen, in welcher die anderen Körpertheile eingebettet liegen. — Eine ganze Reihe dieser Zwischengewebe, nämlich die verschiedenen Skeletbildungen, habe ich im vorigen Abschnitte bereits eingehend beschrieben und fasse deshalb hier nur die wichtigsten Momente ihrer Entwickelung zusammen. Die früheste Skeletbildung ist der Knorpel. Seine Grundlage im Bildungsgewebe stellt sich je nach den Anpassungsbedingungen in zweierlei Form dar. Wo sie in ausgedehnter dünner Schicht erscheint, wie in der röhrenförmigen äusseren Chordascheide oder in der im Knorpelrahmen der vorderen Schädelbasis ausgespannten Membran, da wiederholt sie den Entwickelungsgang der Wand der Hauptgefässe, indem das Zellennetz des Bildungsgewebes durch die andauernde Abplattung und Ausdehnung der Zellen in einer fortlaufenden Fläche zu einer kontinuirlichen, nichtzelligen und bloss kernhaltigen Haut verschmilzt. Wo dagegen die Grundlage des Knorpels, wie z. B. in den Wirbelbogenanlagen, gleich im Anfange massig erscheint, entsteht sie durch eine Ausfüllung des ursprünglichen Zellennetzes mit den rundlichen Dotterbildungszellen, worauf das ganze Zellenkonglomorat ebenfalls zu einer kontinuirlichen, mit freien Kernen durchsetzten Masse verschmilzt. Ob während dieser Verschmelzung der sich berührenden peripherischen Zellentheile, wodurch der individuelle Bestand der Embryonalzellen jedenfalls aufgelöst wird, die centralen, den Kern umschliessenden Zellentheile sich von jenen ersteren oder der künftigen Zwischenzellensubstanz sofort absondern und dadurch zu sekundären Zellen werden (hintere Schädelbasis), oder ob diese sekundäre Zellenbildung erst nach einer gewissen Dauer des nichtzelligen Zustandes der Masse eintritt (Wirbel, Hyposternum), scheint von äusseren Umständen abzuhängen und begründet jedenfalls keinen durchgreifenden Unterschied. Denn auch im ersten Falle dürfen weder die Knorpelkapseln mit der übrigen Zwischenzellensubstanz als ein Produkt der zurückbleibenden Zellen, noch die letzteren als die fortdauernden Embryonalzellen aufgefasst werden, indem beide Theile zu gleicher Zeit und aus derselben Grundlage,

nämlich den einzelnen Embryonalzellen, gleichsam als Spaltungsprodukte derselben sich entwickeln. Das Knorpelgewebe hat also zur unmittelbaren Grundlage ganz allgemein eine bloss aus untergegangenen Embryonal- und Dotterbildungszellen zusammengesetzte nicht zellige Masse, in welcher sich darauf um die freien Kerne neue Zellenleiber absondern und der Rest der aus den Leibern der primären Zellen hervorgegangenen Grundsubstanz als Zwischenzellenmasse zurückbleibt. — Gerade dasselbe lässt sich von dem Knochengewebe aussagen, welches sich ohne die Zwischenstufe eines Knorpels bildet, und dessen bleibende Formelemente (Knochenkörperchen) ebenso wie beim Knorpel entweder schon während der Verschmelzung der Bildungszellen (Knochenkruste der oberen Schulterblatthälfte) oder erst einige Zeit darnach um die freien Kerne der nichtzelligen Grundlage entstehen, wie in der äusseren Chordascheide der Salamandrinen. Die äussere Chordascheide zeigt ausserdem die Verwandtschaft der Bindesubstanzen sehr anschaulich, indem dort Knorpel, Faserknochen und Bindegewebe kontinuirlich in einander übergehen; ich erinnere bloss an die Intervertebralknorpel und vertebralen Knochenröhren der Salamandrinen und an den Zusammenhang des Knorpels mit seinem Perichondrium und den Zwischenwirbelbändern (S. 362. 387). Den sogenannten echten, erst in rückgebildetem Knorpel sich entwickelnden Knochen übergehe ich hier, da er als epigonale Gewebsform auch mit seiner Bildungsgeschichte mehr in die reine Histiologie als in eine allgemeine Entwickelungsgeschichte gehört.

Die wichtigste Form der Bindesubstanz ist jedenfalls das eigentliche Bindegewebe, welches nicht nur für sich allein alle Funktionen der Bindesubstanz ausüben und daher die Skeletbildungen ersetzen kann, sondern auch neben diesen durch die Ausfüllung aller Zwischenräume in und zwischen den Organen und übrigen Geweben die weiteste Verbreitung im Körper und die mannigfaltigste Anordnung erfährt. Dabei zeigt das Bindegewebe in seiner Entwickelung ähnliche Verschiedenheiten, wie sie bei den Skeletbildungen erwähnt wurden, indem es bald unmittelbar aus dem Zellennetze des Bildungsgewebes hervorgeht, bald in massigen Ansammlungen der Bildungszellen seine Grundlage findet. In der ersten Form findet sich die Anlage des Bindegewebes in allen Zwischenräumen, welche weit genug sind, um die Ausbildung eines netzförmigen Zusammenhangs der Bildungszellen zu gestatten. An den durch die verschiedenen Embryonalanlagen gebildeten Wänden dieser Zwischenräume plattet sich das Zellennetz gerade so ab, wie ich es von der Anlage der äusseren Chordascheide beschrieb, und bildet einfache und mehrfache Schichten, deren

Netzgefüge durch die Abplattung und Ausdehnung der Zellen und die daraus folgende Verengerung der von ihnen umschlossenen Maschen immer dichter wird, sodass schliesslich der Eindruck eines Netzes ganz verloren geht, und man nur von einer durchlöcherten Membran reden kann (*Taf. XXI Fig. 366*). Dabei vertheilen sich die sich stark vermehrenden Kerne unregelmässig durch die ganze aus den verbundenen Zellenleibern bestehende Membran, sodass die Abgrenzung und damit der individuelle Formbestand der früheren Zellen vollständig aufgehoben wird. Solche mit Kernen durchsetzte, stärker oder spärlicher durchlöcherte Membranen habe ich dort, wo das Bildungsgewebe sich einem spaltartigen Raume anzupassen hat, oft in mehrfacher Schichtung angetroffen, so z. B. zwischen der Schädelbasis und dem Epithel der Mundhöhlendecke, ferner zwischen den Basen der Rippenfortsätze, wo die horizontale bindegewebige Scheidewand zwischen der oberen und der unteren Stammuskelmasse anfängt (S. 458). Da mir gerade an dieser letzteren Stelle der Nachweis gelang, dass die Zahl und die Grösse der Löcher, welche meist eine regelmässige Rundung zeigen, gegen das Ende der Larvenzeit ganz merklich abnehmen, so glaube ich, dass jene feste Scheidewand im allgemeinen ebenso entsteht wie etwa die äussere Chordascheide oder die Innenhaut der Hauptgefässe, mit dem geringen Unterschied, dass in die erstere wenigstens zwei von den dünnen Zellenschichten eingehen, welche von Anfang an mehrfach miteinander zusammenhängen, und dass ein Theil der Löcher bestehen bleiben kann. Ein Durchschnittsbild solchen geschichteten Bindegewebes lässt mit Ausnahme der kurzen Verbindungen, welche alsdann allein eine Flächenansicht darbieten, die eigentlichen Platten wegen ihrer ausserordentlich geringen Dicke als lange dünne Fortsätze der eingelagerten Kerne erscheinen, welche, ebenfalls abgeplattet, in jenen Durchschnitten spindelförmig aussehen (*Taf. XXI Fig. 368*). Ich mache auf dieses Bild aufmerksam, weil eine Verwechselung solcher Durchschnitte mit lang ausgezogenen Zellen, welche als die Grundlage des fibrillären Bindegewebes angesehen werden könnten, leicht eintreten kann. — Die Entwickelung einfacher Bindegewebsmembranen habe ich am Umfange der Nerven und der primitiven Gefässwände verfolgt. Dass diese Anlagen der Nervenscheiden und fibrösen Gefässhäute anfangs netzförmig die eigentlichen Nerven und primitiven Gefässröhren umspinnen, tritt namentlich in jenen Strecken, wo sie pigmenthaltig sind, deutlich hervor (*Taf. IX Fig. 172*). Die anfangs sehr lockeren und weitmaschigen Netze verdichten sich allmählich, indem die amöboiden Bildungszellen, welche in der späteren Larvenzeit die Dotterbildungszellen vertreten,

selbstständig Fortsätze ausschicken und durch dieselben ihre allseitigen Verbindungen vermehren. Endlich fliesst das ganze Zellennetz zu einer kontinuirlichen dünnen Membran zusammen, welche später wohl durch neue Anlagerungen sich verdickt (*Taf. XII Fig. 221*). Dieselben Entwickelungsvorgänge habe ich ferner an der Aussenfläche des Parietalblattes oder des parietalen Bauchfellepithels und in den Rückenmarkshüllen beobachtet, an welchem letzteren Orte ganz besonders stark ausgezackte Zellen vorkommen, welche in Folge der Abplattung ausserordentlich gross erscheinen und so zart sind, dass sie sich nur schwer auffinden und in ihrem netzförmigen Zusammenhange darstellen lassen. Von allen diesen Schichten und Membranen ist übrigens zu bemerken, dass sie nicht immer und überall alle ihre ursprünglichen Lücken einbüssen und daher auch später, wenn nicht netzförmig, so doch durchlöchert erscheinen können. Ihre weitere Umbildung ist sehr einfach; zu einer gewissen Zeit und zwar an einigen Stellen bedeutend früher als an anderen zeigt die Grundsubstanz erst eine leichte Streifung und dann einen deutlichen Zerfall in die bekannten Bindegewebsfibrillen (*Taf. XXI Fig. 367*). Die in der Richtung des Faserverlaufs etwas verlängerten Kerne liegen meist scheinbar frei zwischen den Fibrillen; bisweilen treten sie aber aus der Fibrillenmasse heraus und zeigen dann zwei lange und dünne Fortsätze, welche an beiden Enden des Kerns konisch entspringen. Ob diese Gebilde als wirkliche Spindelzellen anzusprechen sind, will ich nicht entscheiden; jedenfalls sind sie keine Umbildungen der ursprünglichen Bildungszellen, welche lange vorher untergegangen waren, und könnten so entstanden sein, dass, soweit die Fibrillenbildung durch die Kerne gleichsam unterbrochen wird, die in dieser Richtung vor und hinter ihnen liegenden Theile der protoplasmatischen Grundsubstanz sich ihnen in zellenähnlicher Form anschlossen. Es soll damit nicht behauptet sein, dass nicht auch neu eingewanderte Bildungszellen sich der Fibrillenmasse anschliessen und durch einfache Gestaltveränderung in ähnliche Zellen übergehen; nur muss ich auf Grund der mitgetheilten Beobachtungen behaupten, dass, solange im vollständig fertigen fibrillären Bindegewebe nicht eine grosse Anzahl von freien Kernen nachgewiesen ist, der allem Anschein nach überwiegende Theil der Zellen dieses Gewebes einer sekundären Bildung aus den Resten der untergegangenen primären Bildungszellen seine Entstehung verdankt. Die genannten Spindelzellen würden demnach zur Fibrillenmasse gerade dieselbe Stellung einnehmen, wie die sekundär gebildeten Knorpelzellen zu ihrer Intercellularsubstanz. Bei diesem Anlass will ich noch eine Vermuthung aussprechen,

welche durch Analogien gut unterstützt wird. Wenn innerhalb des Bindegewebes, z. B. an den Wänden der interstitiellen Lymphräume, später epithelartige Auskleidungen gefunden werden, so sind meiner Ansicht nach nur zwei Vorstellungen über die Entwickelung jener Zellenschichten möglich: entweder fügten sich die allmählich sich ansammelnden Bildungszellen an der Wandfläche unmittelbar zu einer kontinuirlichen Epithelschicht aneinander, oder sie bildeten längs der Wand ein flaches Netzwerk und daraus eine kontinuirliche, kernhaltige Membran, in welcher das zellige Gefüge erst sekundär entstand. Für die erste Möglichkeit spricht weder irgend eine direkte Beobachtung noch eine Analogie; wenn ich dagegen die sekundäre Zellenbildung nicht nur in den übrigen Zellenhäuten (Innenhaut der Gefässe, Kapillarwände), sondern überhaupt in allen zellenhaltigen Bildungen (Knorpel, Faserknochen) nachweisen konnte, welche in derselben Grundlage des interstitiellen Bildungsgewebes entstehen wie die fraglichen Zellenauskleidungen, so glaube ich diesen Entwickelungsgang auch für die letzteren als sehr wahrscheinlich bezeichnen zu dürfen. — Endlich mag hier noch eine Bemerkung über die Pigmentzellen des Bindegewebes ihren Platz finden. Dieselben sind in ihren bekannten, reich verästelten Formen gerade bei den Batrachiern so weit verbreitet, dass ich dem Einwande begegnen muss, als seien die von mir unter den Grundlagen der eigentlichen Bindesubstanz aufgeführten Pigmentzellen mit Unrecht so gedeutet worden und vielmehr identisch mit jenen intakt bleibenden Pigmentzellen. Zur Unterstützung meiner Darstellung muss ich bemerken, dass die ersteren thatsächlich ebenso wie die ungefärbten Bindegewebsanlagen zu Membranen verschmelzen, an denen Zellen nicht mehr zu unterscheiden sind; da aber das Pigment ziemlich ausnahmslos die äussersten Enden der Zellen frei lässt, sodass beim Zusammenwachsen einer solchen Pigmentzellenschicht immer unregelmässige pigmentfreie Lücken zurückbleiben, so können die auf diese Weise getrennten Pigmentflecke ebensolche Zellen vortäuschen. Untersucht man solche Schichten an etwas grösseren Larven, so findet man die scheinbaren Pigmentzellen häufig zerrissen und die Pigmentkörnchen so sehr durch die Zwischenzellenräume zerstreut, dass diese ganz allmählich und ohne eine bestimmte Grenze in die dunkleren, zellenförmigen Pigmentflecke übergehen. Auch ist es dann trotz vorsichtiger Behandlung nicht möglich, die Pigmentmasse nicht theilweise in die umgebende Flüssigkeit hinauszuschwemmen. Endlich findet man oft an Stelle des Kerns eine Lücke, in welcher keine Spur einer Kernmasse zu entdecken ist, während die darunter liegenden Theile völlig klar und unver-

deckt erscheinen. Bei einem solchen Befunde kann man an dem unverletzten Zustande der Pigmentzellen nicht festhalten; und man wird zunächst geneigt sein anzunehmen, dass man es mit einem vollständigen Auflösungsprocesse von Zellen zu thun habe. Eine solche Auflösung, schon an sich auffallend, wird erst recht zweifelhaft, wenn man die wenig veränderte Lage des Pigments, namentlich in der Umgebung des Kerns berücksichtigt; denn das Auflösungsmittel, die Interstitialflüssigkeit, müsste mit der eigentlichen Zellsubstanz auch deren Pigment gleichmässig in sich vertheilen. Nimmt man aber an, dass das Protoplasma und die Kerne der miteinander netzförmig verbundenen oder membranartig verschmolzenen Pigmentzellen sich in die Bindegewebsfibrillen und Bindegewebskörperchen verwandelt haben, welche man unter dem Pigmente liegen sieht, so erscheint es ganz erklärlich, dass auch die zwischen den Fibrillen frei gewordenen Pigmentkörner, wenn auch auf die eine Seite der ungemein dünnen Fibrillenschicht hervorgedrängt, im allgemeinen ihre frühere Anordnung behalten und dadurch noch längere Zeit die Anwesenheit von wirklichen Pigmentzellen vortäuschen. Diese Beobachtung offenbart es aber recht klar, wie der Formbestand der ursprünglichen Zellen völlig gelöst und nur ihre metamorphosirte Substanz in grössere, gleichartige Gewebsmassen übergegangen ist.

Im Anschlusse an die einfachen Bindegewebsmembranen erwähne ich noch die von Remak und Eberth beschriebene subepidermoidale Schicht, welche von ihnen als Anlage der Cutis gedeutet wird. Schon an Larven aus der Mitte der ersten Periode (*vgl. Taf. XX Fig. 352—354*) habe ich sie als völlig homogene, glasartige dünne Haut in grösseren Lappen am ganzen Körper isoliren können. Sie liegt zwischen der Oberhaut und einem ihr eng angepassten platten Zellennetze des Bildungsgewebes, dessen dotterhaltige Elemente noch vollständig den embryonalen Charakter zeigen. Es kann also jene feste Haut in keiner Weise auf umgebildete Zellen zurückgeführt und nur als kutikulare Ausscheidung sei es von der Epidermis oder von der Interstitialflüssigkeit aufgefasst werden. In der zweiten Larvenperiode findet man sie von rechtwinkelig sich kreuzenden steifen Fasern durchzogen, an ihrer Innenseite aber statt des Zellennetzes nur noch die ausserordentlich zarten und grossen scheibenförmigen Kerne und zwischen ihnen diffuse protoplasmaähnliche Substanz, beides mit der Faserhaut innig verbunden. Zur Zeit der Metamorphose sehe ich an Stelle dieser Protoplasmaschicht ein sehr zartes Gewirr von gewundenen Fasern und kleineren Kernen, welche zum Theil in das straffere Gewebe der geraden Fasern eingelagert erscheinen, sodass sich beide Schichten nicht mehr sondern

lassen. Das letztgenannte Gewebe bildet alsdann noch immer eine vollständig kontinuirliche Haut, welche am Rande, längs dessen sie abgerissen wurde, nicht ausgefasert, sondern stufenförmig ausgezackt aussieht, sodass man die angeblichen steifen Fasern ebenso gut für Spalten erklären könnte. Desshalb halte ich diese Membran nicht für die eigentliche Anlage der Unterhaut, sondern nur für eine verdichtete Grenzschicht der Interstitialsubstanz, welche das Unterhautbindegewebe gegen die Epidermis abschliesst. Hätten dagegen REMAK und EBERTH Recht — was ich nicht sicher entscheiden kann, da ich die bezügliche Untersuchung ebenso wenig wie sie über die Larvenmetamorphose hinaus fortsetzte —, dann wäre die Unterhaut nach Ursprung und Entwickelung von allen übrigen Bindesubstanzen so sehr verschieden, dass sie keinesfalls als Typus für die Entwickelung des fibrillären Bindegewebes hingestellt werden könnte. — Nach innen schliesst sich an die genannte Schicht lockeres, von Gefässen und Nerven durchzogenes Bindegewebe, über welches ich gleich ausführlicher sprechen werde; doch traf ich darin stellenweise sehr klare Bilder von jenen oben beschriebenen durchlöcherten Bindegewebsmembranen. In diesem Gewebe liegt zu innerst das bekannte schwarze Pigmentzellennetz, dessen lange und schlanke Fortsätze meist gerade verlaufen und sich oft regelmässig unter rechten Winkeln kreuzen. Zwischen diesem Netze und dem äussersten unterhäutigen Bindegewebe findet man an mittelgrossen Larven breite schwarze Pigmentzellen auf allen Stufen der beschriebenen Auflösung; später schwinden sie nebst dem zerstreuten körnigen Pigment immer mehr und an ihre Stelle tritt ein ausserordentlich dichtes Netz von vielfach gezackten helleren aber doch sehr deutlich konturirten Zellen. Es sind die weissen, silberglänzenden Pigmentzellen, welche im durchfallenden Lichte bräunlich erscheinen. Da ich im selben Raume auch mit Höllensteinlösung keine andere epithelartige Zellenlage nachweisen konnte, so ist es wahrscheinlich, dass das von EBERTH an derselben Stelle ähnlich beschriebene Epithel mit jener weissen Pigmentschicht identisch ist.

Ich habe die ganze Histiogenese des fibrillären Bindegewebes an der einen hautartigen Form desselben geschildert und kann nun die übrigen Formen kürzer behandeln. — So wie die Schichtung und Hautbildung offenbar aus einer Anpassung an entgegenstehende Flächen hervorgeht, so bedingen die weiten Zwischenräume zwischen den Organen die Entwickelung des kompakteren oder lockeren, nach allen Seiten unter sich zusammenhängenden Bindegewebes. Am frühesten beginnt diese Entwickelung zwischen der Oberhaut

und den tieferen Theilen des Kopfes. Dort steigert sich die Zunahme der Interstitialflüssigkeit des Bildungsgewebes schon in der ersten Larvenperiode in dem Masse, dass die Oberhaut zu einem unförmlichen, von den tieferen Theilen weit abstehenden Sacke ausgedehnt wird, an welchem das frühere, die innere Kopfbildung abspiegelnde Relief vollständig verloren geht (*Taf. III Fig. 51, Taf. XX Fig. 355. 356, Taf. XVI, XVII*). Diese das subepidermoidale Bildungsgewebe betreffende Anschwellung verändert aber auch die Anordnung seines Netzwerks. Seine an die Oberhaut befestigten Maschen sind an mehreren Stellen erweitert und durch Zerreissen einzelner Netzstränge zu grösseren Räumen zusammengeflossen, in den zwischenliegenden Theilen dagegen zusammengeschoben (*Taf. XXI Fig. 364*). Ich glaube keinen Widerspruch zu erfahren, wenn ich diese erste Umbildung des früher gleichmässigen Netzwerks durch den Druck der sich stellenweise stärker ansammelnden Flüssigkeit begründe. In der Folge verschmelzen aber die strangförmig zusammengeschobenen, meist senkrecht zur Oberhaut gerichteten Netztheile zu Balken und Scheidewänden, welche jedoch in feinere Bälkchen und Bänder gespalten erscheinen (*Fig. 365*). Später verwandelt sich dieses Gerüst in der beschriebenen Weise in fibrilläres Bindegewebe, und indem zugleich die weiten Zwischenräume zu spaltartigen Lücken zusammenfallen, treten an die Stelle des weitmaschigen Gerüstes kompaktere Bindegewebsmassen, deren von Gefässen und Nerven durchzogene Bündel sich mannigfach kreuzen. Wie schon bemerkt, kommen unter diesen subepidermoidalen Bindegewebsanlagen, welche vorherrschend aus einem Balken- und Fachwerke bestehen, mitunter auch membranöse Bildungen vor, und es mögen selbst einige freigebliebene Zellenfortsätze unmittelbar in Fibrillen sich verwandeln, obgleich ein Beweis dafür sich schwer führen liesse. Wo die Dichtigkeit dieses Gewebes gegen die Oberhaut zunimmt, beginnt eben die Unterhaut, welche ich vom übrigen Bindegewebe genetisch nicht trennen möchte. — In den spaltartigen das Bindegewebe durchziehenden Lücken sehe ich die Anlagen des Lymphgefässsystems des Rumpfes und der sogenannten Saftkanäle. Da die letzteren thatsächlich nichts anderes sind als die feinsten Bindegewebslücken, welche in unregelmässiger Gestalt und ohne besondere Wandungen vielfach miteinander zusammenhängen, und in denen die allgemeine, vom Blute her stets erneuerte Ernährungsflüssigkeit alle Gewebe durchströmt, um darauf von den Lymphgefässen wieder aufgesogen und abgeführt zu werden (vgl. Nr. 120 IX, das Lymphgefässsystem von F. v. Recklinghausen), so steht nichts im Wege, sie für die letzten Reste der ursprünglichen Inter-

stitien des Bildungsgewebes zu erklären, welche etwa durch fortschreitende Zerklüftung des Bindegewebes an Ausbreitung und Verfeinerung gewannen. Weniger einfach erscheint die Sachlage bei den grösseren Lücken, welche ich für die Lymphgefässe anspreche; denn diese sind mit einer Zellenhaut ausgekleidet und zudem in ihren feineren Theilen röhrig. Jene Auskleidung besorgen aber offenbar in der oben angegebenen Weise die freien Bildungszellen, welche jederzeit in den Interstitien des Bildungsgewebes angetroffen werden (*vgl. Taf. XXI Fig. 364. 368*); und was die röhrenförmigen Intercellulargänge betrifft, so bestehen sie ja, ganz übereinstimmend mit meinen Voraussetzungen über die Bildung solcher Gänge, nur in engeren Räumen, während im lockeren subepidermoidalen Bindegewebe nur die grossen Lymphsäcke vorkommen. Mit einer solchen Vorstellung, dass das ganze Lymphgefässsystem des Rumpfes sammt den Saftkanälen und in beständigem Zusammenhange mit denselben aus dem intercellulären Lückensystem des Bildungsgewebes hervorgehe, stimmt der Umstand gut überein, dass im Rumpfe der Batrachierlarven solche Lymphgefässe wie diejenigen des Schwanzes bisher nicht gefunden wurden. Wenn es aber höchst unwahrscheinlich ist, dass nur der Larvenschwanz ein Lymphgefässsystem mit allen damit verbundenen Folgen besitzen sollte, so wird man schon dadurch zur Annahme geführt, dass, sowie die grossen Lymphräume ganz offenbar mit den grösseren Bindegewebslücken der Larve identisch sind, auch dieses ganze Lückensystem in der Larve als unvollkommenes Lymphgefässsystem fungire. Wenn in manchen Organen dennoch intracelluläre Lymphgefässanlagen gleich denen des Schwanzes entstehen sollten, so fehlte ihnen ein Zusammenhang mit den einfachen Bindegewebslücken; denn den spitz auslaufenden Enden der kaudalen Lymphgefässe wird man entsprechende Oeffnungen kaum zuschreiben wollen. Uebrigens will ich durch diese mehr hypothetische Darstellung der Lymphgefässentwickelung im Rumpfe der Batrachier nichts entschieden und nur weitere Untersuchungen angeregt haben.

Nachdem ich die ersten Anlagen der Muskelsehnen als feste Massen, welche aus der Verschmelzung von Bildungszellen hervorgingen, bereits geschildert habe (S. 454), bedarf ihre weitere histiologische Umbildung keiner besonderen Beschreibung, da sie von derjenigen des gemeinen fibrillären Bindegewebes, soweit ich sehe, in keinem wesentlichen Punkte abweicht (*Taf. XI Fig. 204. 206*). Ebenso will ich hier nur daran erinnern, dass der Glaskörper und die Hornhaut des Auges, deren bereits im Abschnitt VI Erwähnung geschah, ebenfalls Erzeugnisse des interstitiellen Bildungsgewebes sind, welche zu den Binde-

substanzen gerechnet werden könnten. Dagegen ist es mindestens zweifelhaft, ob man ein Recht hat, die Reste des interstitiellen Bildungsgewebes im Larvenschwanze der Anuren, soweit sie nicht zur Anlage bestimmter Gewebstheile (Gefässe, Nerven, Sehnen) dienen, für eine Art von Bindegewebe anzusehen. Da die Atrophie eines solchen Schwanzes nicht durch einen abnormen pathologischen Prosess, sondern durch die ganze individuelle Entwickelung bedingt ist, so muss man auch annehmen, dass ihre Ursachen nicht plötzlich eintreten, sondern verhältnissmässig früh zu wirken anfangen. Daher ist es aber mehr als wahrscheinlich, dass schon in den beinahe zur vollen Grösse ausgewachsenen Schwänzen der Zustand der Gewebe von demjenigen der persistirenden Theile sich unterscheide, und zwar trotz des allgemeinen Wachsthums mindestens eine Verzögerung in der histiologischen Entwickelung, in manchen Theilen selbst die ersten Anfänge eines Rückschritts derselben anzeige. Dies letztere betrifft nun insbesondere jenes sogenannte „embryonale Bindegewebe", die in der Zwischenzellensubstanz zerstreuten, zu keiner besonderen Bildung verwandten Sternzellen; denn im Vergleich mit analogen Theilen des Rumpfes ist der Stillstand in der Entwickelung jenes Gewebes ganz offenbar (*vgl. Taf. XII Fig. 213*). Unter solchen Umständen halte ich es für passender, statt darin eine besondere Form der Bindesubstanzen zu erblicken, es bloss als sich rückbildende Reste des ursprünglichen allgemeinen Bildungsgewebes aufzufassen.

Ich will die Entwickelungsgeschichte des interstitiellen Bildungsgewebes nicht abschliessen, ohne die Aufmerksamkeit noch einmal auf zwei Thatsachen zu lenken, welche allerdings schon erwähnt worden sind, aber bei ihrer Bedeutung für die allgemeine Histiogenese eine Wiederholung an dieser Stelle rechtfertigen. — Wenn ich in der voranstehenden Darstellung in dem Begriffe jenes Gewebes das ursprüngliche, aus den Embryonalanlagen hervorgegangene Netzwerk von den beständig einwandernden Dotterbildungszellen und den sie später vertretenden indifferenten Bildungszellen nirgends trennte, so kann ich auch den Bestand und die Thätigkeit des Bildungsgewebes zu keiner Zeit des individuellen Lebens für beendet erklären. Die dem Blute entstammenden und in den zurückgebliebenen Interstitien des früheren Bildungsgewebes (Saftkanäle) alle Organe und Gewebe durchwandernden Zellen halte ich für das indifferente plastische Ernährungs- und Bildungsmaterial auch des ausgebildeten Thieres, welches alle Ausfälle ergänzt und alle Neubildungen ausführt, und eben daher nach Ursprung und Bedeutung als eine Fortsetzung des embryonalen Bildungs-

gewebes erscheint. Bei einer solchen Auffassung wird man aber nicht geneigt sein, die wie immer geformten Bildungszellen zu den zelligen Elementen des Bindegewebes zu rechnen; denn dasselbe ist eben nicht, wie es so häufig angenommen wird, eine einfache Fortsetzung des ursprünglichen Bildungsgewebes, zu welchem die Dotterbildungszellen allerdings gehören, sondern ein specifisch differenzirter Theil desselben, zu welchem die späteren Bildungszellen in keiner näheren Beziehung stehen als zu allen übrigen Erzeugnissen des interstitiellen Bildungsgewebes. Der Bestand des letzteren ist eben ein flüssiger: von Anfang an werden Theile von ihm ausgefällt, neue ihm zugeführt; aber während die eigentliche Entwickelungszeit zu den vielen Neubildungen grösserer vorräthiger Massen bedurfte, welche uns als zusammenhängendes, besonderes Gewebe ins Auge fallen, erfüllt es im fertig eingerichteten Organismus seine Aufgabe in so bescheidener Gestalt, dass seine selbstständige Bedeutung sich leicht der Erkenntniss entzieht. — Der zweite Punkt, auf den ich hier hinzuweisen habe, betrifft den Umstand, dass dem in diesem Abschnitte besprochenen Bildungsgewebe ein nach seinem Ursprunge durchaus verschiedenes, aber in seiner Entwickelung und Wirksamkeit ebenso vollständig entsprechendes Bildungsgewebe gegenübersteht. Ich meine die Zellen und Zellentheile, welche, soweit ich finden konnte, nur im Centralnervensystem und der Netzhaut des Auges von deren besonderen, dem oberen Keimblatte angehörigen Anlagen abfallen, um Gefässe und verschiedene Bindesubstanzen zu entwickeln. Ich erwähnte in dieser Beziehung bereits die stützenden und scheidenden Zwischensubstanzen des Rückenmarks und Hirns (S. 277—280), woraus hervorging, dass sie ebenso wenig wie die übrigen Bindesubstanzen unmittelbar auf ganze umgebildete Embryonalzellen zurückgeführt werden können. Ich glaube aber auch die Gefässbildungen der Centralnervenorgane von den ursprünglichen Anlagen derselben ableiten zu können. Denn zu einer gewissen Zeit sehe ich Zellen aus der Anlage der grauen Masse in die weisse Fasermasse einwandern, sich dort strecken und verzweigen und dann Verbindungen mit den Gefässen der weichen Hirnhaut anspinnen (*Taf. X Fig. 181*). Allerdings erkennt man diese Gefässanlagen nicht in ihrer primitiven Gestalt; denn die dichtgelagerten Nervenfasern verdecken die Zellenumrisse so sehr, dass man um den Kern herum eben nur einen halbverwischten hellen Saum, von eigentlichen Fortsätzen aber nichts unterscheidet. Immerhin spricht die Auswanderung der Zellen gegen die Peripherie des Organs — wobei sie von den radiären Scheidewänden geleitet werden mögen (*vgl. Taf. IX Fig. 172*) — kurz vor der Bildung der Gefässe deutlich

genug für meine Ansicht. — Dasselbe Verhältniss halte ich für die Netzhaut des Auges, obgleich die betreffenden Untersuchungen nicht weit genug geführt wurden, für sehr wahrscheinlich, weil ich ein Eindringen des übrigen Bindegewebes in die Retina vermisste (vgl. S. 325—326).

Auch in dem folgenden vergleichenden Theile dieses Abschnittes werde ich die histiologischen Beobachtungen voranstellen. — Wie die Uebersicht der früheren Untersuchungen ergibt, war es Remak, welcher zuerst die noch heute giltige Lehre von der Einzelligkeit der Muskelfaseranlagen aufstellte. Ausser diesem allgemeinen Ergebniss, welches für die Rückenmuskeln richtig ist, sind aber die Einzelheiten seiner Untersuchung irrig. Er zeichnet, wie es scheint nach frischen Objekten, an den erst wenig verlängerten Zellen der Segmentkerne klare, kreisrunde Kerne in mehrfacher Anzahl, welche meist paarweise in der Nähe der beiden Zellenenden liegen; an den grössten Zellen wird merkwürdigerweise nur ein quergestreckter Kern dargestellt. Ich fand dagegen, dass die Kerne sich mit ihren Zellen verlängern, stets in der Mitte derselben und bis zur Vollendung der Muskelfasern einfach bleiben, ausserdem blass und granulirt sind, sodass sie wie in allen dotterhaltigen Zellen nur durch Karminfärbung deutlich gemacht werden können. Wenn ich ferner die Vermehrung der Embryonalzellen der Segmentkerne durch Theilung durchaus nicht bestreiten will, so muss ich doch das Verfahren Remak's als willkürliches bezeichnen, wenn er aus einem quergestreckten oder zwei in derselben Richtung nebeneinander liegenden Kernen auf eine folgende Längstheilung der Zelle schliesst, aber die in der Längsrichtung gestreckten oder vermehrten Kerne zur Deutung einer Quertheilung nicht benutzt. Und mehr als solche vermeintliche Kerne, welche ich nicht dafür anerkennen kann, hat Remak für die nach seinen Angaben sehr lebhafte Längstheilung der Muskelzellen nicht angeführt. Nicht zuverlässiger ist seine übrige Beschreibung dieser Zellen. Die vermehrten Kerne sollen in der feinkörnigen Substanz an der medialen Seite der Zelle liegen, die Muskelsubstanz an der Aussenseite innerhalb der grobkörnigen Dottermasse entstehen. Querdurchschnitte unseres Objekts, aus welchen die Lage der Theile unbedingt sicherer bestimmt werden kann als an isolirten Zellen, wie sie Remak benutzte, ergeben, dass jene Lage der beiden Dottersubstanzen allerdings richtig, die-

jenige der Kerne und der Muskelsubstanz aber gerade umgekehrt angegeben ist. Dies führt uns auf die Quelle des Irrthums bezüglich der Kerne. Bleibt nämlich der wirkliche, stets einfache und längliche Kern der Muskelzelle von der Dottersubstanz verdeckt, so treten um so deutlicher die klaren, kreisrunden Umbildungskugeln hervor, welche Remak als solche gar nicht erwähnt; nimmt man dazu, dass sie anfangs in geringer, dann in stets zunehmender Anzahl und in einer Reihe die Länge der Zelle durchsetzen, so wird man sich der Ueberzeugung nicht verschliessen, dass Remak die Umbildungskugeln mit Kernen verwechselt, den wirklichen, in der Mitte liegenden Kern dagegen ganz übersehen hat. Ein Vergleich seiner Abbildung (Nr. 40 Taf. XI Fig. 7a) mit den meinigen (*Taf. XI Fig. 201—203*) wird meine Ansicht wesentlich unterstützen. Ganz demselben Irrthume unterlag Kölliker; aus seiner bezüglichen Abbildung (Nr. 79 S. 177 Fig. 127) ergibt sich bei dem angegebenen Vergleiche die Verwechselung noch klarer, und man versteht erst dann seinen Ausdruck von den mehrfachen „prächtigen Kernen" der jüngeren Muskelzellen (Nr. 43). Es ist aber, wie schon bemerkt, die Thatsache richtig, dass jede Muskelfaser der Rückenmuskeln der Batrachier aus einer Embryonalzelle hervorgeht, wie es seit Remak Kölliker und Schulze bestätigten. Daraus wurde nun trotz gegentheiliger Ansichten und nicht zustimmender Beobachtungen geschlossen, dass sämmtliche Muskelfasern der Wirbelthiere auf dieselbe Weise aus einzelligen Anlagen hervorgingen (vgl. Kölliker a. a. O., Stricker Nr. 120 S. 1227). Dieser Schluss ist aber, wie meine Beobachtungen lehren, selbst in der Beschränkung auf die Stammuskeln der Batrachier unzulässig, da nebst dem vordersten Abschnitte dieser Muskeln (Augenmuskeln) alle übrigen von mir untersuchten Muskeln des Kopfes, des Rumpfes und der Gliedmassen mehrzellige Anlagen ihrer Fasern besitzen. Ausser der Beobachtung, dass die Rückenmuskeln der Knochenfische sich ebenso bilden wie bei den Batrachiern, fehlen mir eigene zusammenhängende Untersuchungen über die Muskelbildung bei anderen Wirbelthieren. Immerhin dürften die Angaben über mehrzellige Muskelfaseranlagen jetzt wieder mehr Vertrauen verdienen, seitdem jene einseitige Auffassung nicht mehr für so „gesichert angesehen werden kann", als Kölliker meint. Nur finde ich, wie ich schon früher ausführte (S. 464), in dieser Thatsache von der zweifachen Bildungsweise der Muskelfasern durchaus keine Veranlassung, einen verschiedenen Formwerth der letzteren anzunehmen, und sehe in den bezüglichen Beobachtungen nur eine Bestätigung dafür, dass

der ursprüngliche Formwerth der Gewebsanlagen in der Histiogenese erlischt. — Von der Entwickelung der Texturverhältnisse der Muskelfasern will ich hier nur einen Punkt hervorheben. Nachdem zuletzt noch Schulze bis zur Evidenz erwies, dass das Sarcolemma von den ursprünglichen Muskelzellen abstamme, hat Stricker neuerdings dieses Häutchen sammt den ihm innen ansitzenden sogenannten Muskelkörperchen von nachträglich angelagerten Bindegewebskörperchen abzuleiten versucht (Nr. 120 S. 1227. 1228). Dass das Sarcolemma eine ursprüngliche Zellenmembran sei, wird jetzt wohl niemand behaupten wollen; wer aber die Muskelentwickelung an dem bei weitem günstigsten Objekte, an den Batrachiern studirt, wird die Ansicht Schulze's bestätigen, dass jenes Häutchen aus der äussersten Rindenschicht der Muskelzellen hervorgehe. Dann kann aber auch über den Ursprung der Muskelkörperchen kein Zweifel bestehen: es sind die an der Oberfläche der Muskelfaser zurückgebliebenen Muskelzellenkerne, denen die peripherischen Reste des zur Fibrillenbildung nicht ganz verbrauchten Protoplasmas anhängen. Sie entstehen also in den Muskelanlagen gerade so wie die ursprünglichen Bindegewebskörperchen aus den Bindegewebsanlagen und sind wie diese nicht als ganze, bloss in der Gestalt umgebildete Embryonalzellen, sondern als aus den Resten solcher untergegangenen Zellen hervorgehende Neubildungen aufzufassen.

Ueber die Entstehung der Nervenelemente hat sich in neuerer Zeit keine bestimmte Ansicht herausgebildet, sodass eigentlich nur die Angaben Schwann's und Remak's zu diskutiren wären. Schwann hat darin vollkommen Recht, dass die peripherischen Nervenstämme selbstständig und an dem Orte, wo sie später liegen, aus indifferenten Zellen entstehen (Nr. 77 S. 175—177). Nur irrt er in der von seiner allgemeinen Zellentheorie gebotenen Vorstellung, dass die Nervenfasern wie alle übrigen Gewebselemente bloss umgeformte ganze Zellen oder Zellenkomplexe seien. An den Nervenanlagen ist es wohl noch deutlicher zu erkennen als selbst an den Muskelfaseranlagen, dass der Bestand der sie bildenden Embryonalzellen in gar keiner Beziehung zu den entfernteren oder näheren Elementen der daraus hervorgehenden Gewebe steht; denn wenige, selbst einzelne verlängerte Embryonalzellen bilden einen gewissen Abschnitt eines ganzen Nervenstranges mit allen seinen zahlreichen Fasern. Das Objekt, welches, von Schwann selbst benutzt, gerade die leichteste Widerlegung seiner Ansicht vom Formwerthe der Nervenfasern gestattet, das Nervensystem des Larvenschwanzes der Anuren, hat nun aber gerade die Veranlassung zu einer neuen, noch weniger haltbaren Annahme gegeben. Remak, welcher

wie alle folgenden Beobachter bloss ziemlich vorgeschrittene Nervenanlagen untersuchte, an denen die sie zusammensetzenden Zellen bereits unkenntlich geworden waren, liess die Nervenfäden als auf Embryonalzellen nicht zurückführbare Bildungen aus dem Rückenmarke hervorwachsen; und Kölliker versuchte diese Hypothese noch weiter auszuspinnen, indem er nach dem Vorgange von Bidder und Kupffer die Nervenfasern, beziehungsweise deren Axencylinder einfach für Protoplasmafortsätze der Nervenzellen sowohl der Centralorgane wie der Ganglien erklärt, welche im Schwanze der Froschlarven in die aus verschmolzenen Zellen vorgebildeten Scheiden hineinwüchsen (Nr. 79 S. 334—335). Noch kühner ist die Hypothese Hensen's; doch finde ich mich nicht bemüssigt, diese Darstellungen, welche an die Stelle leicht anzustellender Beobachtungen zum Theil rein willkürliche Vorstellungen setzen, anders als durch einen Hinweis auf meine Beobachtungen zu widerlegen. Aus diesen geht hervor, dass die Nervenfasern sowohl in den Centralorganen (vgl. S. 276) wie in den peripherischen Verzweigungen aus einer von verschmolzenen und aufgelösten Embryonalzellen hergestellten Bildungsmasse sich entwickeln; dass insbesondere die Nervenstränge theils in selbstständiger morphologischer Anlage, theils durch Anfügung und Anpassung einzelner Theile des interstitiellen Bildungsgewebes an die ersteren entstehen, sodass der centrifugale Fortschritt ihrer Ausbildung lediglich auf die dorsale Lage jener selbstständigen Anfänge zurückzuführen, und die Verbindung mit dem Rückenmarke als eine nachträgliche und gerade centripetale zu betrachten ist. Zudem ist die Fasermasse der Nervenstränge beinahe vollständig gebildet, ehe die Ganglienzellen die ersten Fortsätze und zwar durch Verschmelzung mit jenen schon gebildeten Fasern oder Fibrillen erhalten. Wenn die meisten Untersucher des Froschlarvenschwanzes, auch wenn sie über die Entwickelung der Nerven nichts Neues auszusagen haben, es zu bemerken nicht unterlassen, ob dieselben nach ihrer Ansicht mit den Sternzellen zusammenhängen oder nicht, offenbar um daraus Anhaltspunkte für oder gegen den genetischen Zusammenhang beider Bildungen zu gewinnen, so kann ich diesen Beobachtungen insofern nur geringe Bedeutung zuerkennen, als sie durchweg an viel zu alten Larven angestellt sind. Wer die Nervenanlagen nicht als einen Theil des Bildungsgewebes, als ein Netz von vielstrahligen Zellen, sondern nur als ein bereits gleichmässiges Fadennetz kennen lernt, kann ihre Verwandtschaft mit den Sternzellen, mögen sie nun mit diesen Resten des Bildungsgewebes noch verbunden sein oder nicht, beliebig leugnen oder behaupten, dies aber nicht begründen. Denn dass gerade die Ausbildung der diffe-

renten Erzeugnisse des Bildungsgewebes sie von einander und von jenen indifferenten Resten desselben trennt, habe ich in der Beschreibung auseinandergesetzt, sodass ein Befund ihrer Trennung weder gegen den genetischen Zusammenhang, noch die etwa noch vorhandenen spärlichen Verbindungen dafür sprechen, dass jene von der Differenzirung offenbar ausgeschlossenen Theile des Bildungsgewebes unbedingt als künftige Fortsetzungen der Nervenanlagen anzusehen seien. — Ueber das Nervenmark sei hier noch bemerkt, dass Schwann es mit Unrecht vom Centralorgan in die peripherischen Nerven wachsen lässt; bei den Batrachiern wenigstens existirt am Ende der Entwickelungszeit in der weissen Rückenmarksmasse noch kein Mark, wohl aber an vielen peripherischen Nervenfasern. Aber auch an diesen tritt es erst auf, nachdem die Sonderung der Organe, in denen die Nervenfasern enden, so z. B. der Muskeln, ziemlich weit vorgeschritten ist; und die anfangs sehr geringe Anzahl markhaltiger Fasern nimmt ganz allmählich zu. Diese Thatsachen erlauben die Vermuthung auszusprechen, dass die Markbildung, welche jedenfalls eine verstärkte Isolirung der umhüllten Axencylinder bezweckt, eine nothwendige Folge von der fortschreitenden Absonderung der terminalen Wirkungsbezirke sei, wofür noch der Umstand ins Gewicht fällt, dass die Eingeweidenerven, deren Wirkungbezirke in grossen Strecken ungesondert zusammenfliessen, nackt bleiben.

Ueber die Entwickelung der Ganglien bestanden bisher nur die spärlichen Angaben Remak's und Cramer's; Jener hält die ganzen Ganglien für Erzeugnisse einer oder doch nur weniger Zellen, Dieser jede einzelne Ganglienzelle für ein Zellenkonglomerat, Beweis genug, dass die Untersuchung an der Entstehung dieser Ansichten wenig Antheil hatte. Die Behauptung Kölliker's ferner, dass die Nervenzellen ausgebildete Embryonalzellen seien, lässt sich nur dadurch erklären, dass ungünstige Objekte von höheren Wirbelthieren zur Beobachtung kamen. Denn ich kann versichern, dass es mir wenigstens nicht gelang, die an den Batrachiern gewonnenen Ergebnisse über die Nervenentwickelung an den Embryonen der Amnioten zu bestätigen, aus dem einfachen Grunde, weil deren Embryonalzellen zu klein und undeutlich sind, um die klaren Bilder ihrer Umwandlung zu zeigen, wie sie an den Batrachiern zur Anschauung kommen. — Eine ganz neue Ansicht über den Ursprung der Spinalganglien des Hühnchens hat bekanntlich His vorgetragen: sie sollen aus einer zwischen das Rückenmark und die Segmente vorragenden Falte des oberen Keimblattes (Zwischenrinne, Zwischenstrang) hervorgehen, welche sich

darauf von ihrem Mutterboden ablöse, um mit jenen beiden Theilen Verbindungen einzugehen (Nr. 109 S. 87. 117). Ich habe diese Thatsachen, nachdem ich sie für die Batrachier zurückweisen konnte, an Forellen-, Hühner- und Säugethierembryonen (Kaninchen, Schaf) geprüft und dabei folgendes Ergebniss gewonnen. Die Zwischenrinne besteht allerdings als seichte Einsenkung des oberen Keimblattes lateralwärts vom auf- und einwärts gekrümmten Rande der Medullarplatte; bei zu starker Einwirkung der Erhärtungsmittel zieht sie sich zu einer tieferen Falte ein. Gleich oder sehr bald nach dem Schlusse der Medullarfurche, wann sie nach His (Nr. 109 Taf. IX Fig. 4—7) als Zwischenstrang abwärts wachsen soll, finde ich sie unverändert, dagegen zwischen den Segmenten, deren Theilung in inneres Segmentblatt, Kern und äussere Segmentschicht alsdann vollendet ist, und dem Rückenmarke in der ganzen Höhe desselben eine gleichmässig dünne Zellenschicht, deren oberer Rand naturgemäss an den Boden der Zwischenrinne stösst, aber mit ihm nicht kontinuirlich zusammenhängt. Da der Schein eines solchen Zusammenhangs an manchen Durchschnitten von Embryonen der Amnioten sehr auffallend sein kann, so bemerke ich noch ausdrücklich, dass jene dünne Zwischenschicht nicht zapfenförmig und allmählich von oben hinabwächst, sondern in gleicher Mächtigkeit und gleich in ihrer ganzen Höhe entsteht, indem die anfangs zerstreuten Zellen sich allmählich zu einer Schicht ansammeln, welche längs der ganzen Seite des Rückenmarks kontinuirlich fortläuft. Die Forellenembryonen, bei denen diese Verhältnisse sich besonders klar darstellen, bieten daher zu jener Verwechselung keinen Anlass. Ganz vollständige Analoga der beschriebenen Bildung findet man zwischen den hintereinander liegenden Segmenten, indem dort das obere Keimblatt sich gleichfalls rinnenförmig den Einschnitten der Segmentgrenzen anpasst, und im Anschlusse daran die segmentalen Scheidewände mit den sie durchziehenden Gefässen entstehen.* Folgerichtig hätte His auch diese Muskelsehnenanlage vom oberen Keimblatte ableiten sollen. Wenn aber auch seine Behauptung von der Abschnürung des Zwischenstranges und dessen Verwandlung in jene Zwischenschicht richtig wäre, so hätte er damit bewiesen, dass nicht die Spinalganglien, sondern die gefässreichen Hirnhäute vom oberen Keimblatte abstammten; denn diese Bedeutung hat die fragliche Zellenschicht,

---

* Vgl. His Nr. 109 Taf. X Fig. V. VI, wo die Scheidewände allerdings noch nicht zu sehen sind. Das frühzeitige Erscheinen der Blutgefässe in den Embryonen der Amnioten erlaubt es, die genannte Schicht auf ausgewanderte Bildungszellen des Blutes zu beziehen.

wie ich mich namentlich an Kaninchenembryonen überzeugte. Frontaldurchschnitte aus verschiedenen Entwickelungsstufen ergeben auf das unzweideutigste, dass die äussere Segmentschicht (Rückentafel His) am längsten unverändert bleibt und später in die Bauchwand hineinwächst, um den äusseren Rumpfmuskeln zur Anlage zu dienen; die schmächtigen Segmentkerne verwandeln sich frühzeitig in die Stammmuskeln, und die inneren Segmentblätter, welche immer in deutlicher Abgrenzung gegen die Segmentkerne und die dem Rückenmarke unmittelbar angefügte neugebildete Zellenschicht bleiben, verdicken sich am meisten, um endlich die alternirenden Anlagen der spinalen Ganglien und des dazwischen übrigbleibenden Bildungsgewebes (Bindegewebe, Gefässe, Wirbel) auszusondern. Jene zwischen den Ganglien und dem Rückenmarke befindliche dünne Schicht lässt sich freilich, sobald die bei allen Amnioten ausserordentlich mächtigen und in der Längsrichtung beinahe zusammenstossenden Nervenwurzeln sich mit dem Rückenmarke verbunden haben, nicht mehr in der früheren Ausdehnung demonstriren, doch kann man stellenweise nachweisen, dass sie sich in eine ähnliche lockere und gefässreiche Hülle des Centralnervenorgans verwandelt, wie ich sie bei den Batrachiern als erste Bildung des aus den Segmentblättern hervorgehenden Bildungsgewebes beschrieb. Der Umstand, dass bei diesen Thieren die Auflösung der Segmentblätter nach der Ausfällung der Ganglien bereits eingetreten ist, bevor die Gefässe entwickelt sind und damit die Möglichkeit von Neubildungen durch Dotterbildungszellen gegeben ist, erklärt es zur Genüge, warum dort die Anlage der Rückenmarkshäute sich von dem anstossenden Bildungsgewebe nicht so deutlich absondert wie bei den Amnioten. — Auf Grund meiner Untersuchungen behaupte ich also, dass die Spinalganglien und Spinalnervenstämme bei allen Wirbelthieren aus den Segmenten hervorgehen (Remak) und nicht aus dem oberen Keimblatte, wie His irrthümlich angegeben hat.* Hinsichtlich der peripherischen Nervenausbreitung fand ich eine Bestätigung des bei den Batrachiern Beobachteten nur bei den Forellenembryonen; bei den Amnioten habe ich aber klare Befunde über diesen Vorgang vermisst, und wenn His, wie es scheint, der Ansicht ist, dass die peripherischen Nerven aus dem Rücken-

* Die Zwischenrinne hat mithin keine andere Bedeutung, als dass sie vorübergehend die Grenze von Rückenmark und Segmenten äusserlich andeutet, wie es bereits Dursy dargethan hat, ohne übrigens auf die wirkliche Bildung der Spinalganglien einzugehen (Nr. 110 S. 51. 55).

marke und den Ganglien herauswüchsen (Nr. 109 S. 169), so scheint es mir bei dem Mangel eines Beweises dafür um so mehr gerechtfertigt, den Amnioten dieselbe selbstständige Entwickelung der Nervenzweige aus dem Bildungsgewebe zuzuschreiben, wie sie bei Batrachiern und Fischen thatsächlich besteht.

Indem ich jetzt in der vergleichenden Betrachtung auf das interstitielle Bildungsgewebe übergehe, muss ich gleich eingangs konstatiren, dass ein solches bisher gar nicht bekannt war. So oft noch von einem embryonalen Bildungsgewebe die Rede war, verstand man darunter lokale indifferente Grundlagen einzelner Organe und Gewebe; nirgends finde ich aber eine Andeutung, dass die Gesammtheit der lockeren Zellennetze mit den darin zeitweilig frei herumwandernden Bildungszellen, indem sie die Zwischenräume in und zwischen allen morphologisch geschlossenen Embryonalanlagen erfüllen, als die gemeinsame und zusammenhängende Grundlage des überwiegend grössten Theils aller Bindesubstanzen, Gefässe, peripherischen Nerven und mancher Muskeln* aufgefasst wurden. Den Grund dafür sehe ich hauptsächlich darin, dass die Untersuchungen an viel zu vorgeschrittenen Entwickelungsstufen angestellt wurden, wann das Bildungsgewebe kein indifferentes Gepräge mehr aufweist, und die Anlagen der Gefässe und Nerven nicht mehr so deutlich wie früher als unmittelbare Theile jenes Gewebes erscheinen. Der ausgewachsene Larvenschwanz ist eben ein so bequemes Objekt, dass man immer wieder bei demselben stehen blieb, und die dort gesehenen Bilder sowie die daraus gezogenen Schlüsse als massgebend für alle analogen Entwickelungsvorgänge betrachtete. Da nun in diesen vorgerückten Perioden die sich neubildenden Gefässe und Nerven aus den bereits fertigen hervorzuwachsen scheinen, so ergab sich die Auffassung von selbst, dass die von mir als allgemeines Bildungsgewebe erkannten Zellenmassen bloss die Anlage der Bindesubstanz seien. Am schärfsten wurde diese Auffassung von His am Hühnchen durchgeführt, dem sich darauf W. Müller hinsichtlich der Batrachier anschloss (vgl. S. 404). Die Darstellung von His, welche ich übrigens schon an anderer Stelle kritisirt habe (Nr. 121 S. 165. 183. 192), lässt sich dahin zusammenfassen, dass der Keimwall (Nebenkeim), welcher an den jungen Batra-

---

* Ausser den schon erwähnten Hautmuskeln und dem M. transversus ist hier noch der M. depressor maxillae inferioris (Ecker, Nr. 90 S. 72) zu nennen, welcher erst während der Metamorphose entsteht.

chierlarven der blutbildenden peripherischen Schicht der Dotterzellenmasse entspricht, nicht nur die Blutzellen (Blutinseln), sondern auch die ganze Platte von „gefässbildenden Zellen" erzeugt, in welche die peripherischen Theile des mittleren Keimblattes auslaufen, und dass darauf diese netzförmigen Gefässanlagen durch Sprossen in den Embryo hineinwachsend dessen sämmtliche Gefässe herstellen, während von der primitiven Gefässwand fortwährend Zellen sich ablösen, welche als parablastische Anlagen der Bindesubstanzen alle Zwischenräume zwischen den übrigen Anlagen ausfüllen (Nr. 109 S. 95—100. 175. 176). Wenn man aber erfährt, dass His den Beweis für seine Darstellung nur aus dem Vergleiche der isolirten Elemente des Keimwalls und seiner Gefässschicht schöpfte (S. 96. 97), so versteht man, wie ihm entgehen konnte, was sich nur aus systematisch gesammelten Durchschnittspräparaten erkennen lässt, dass nämlich jene Gefässschicht als peripherischer Theil des mittleren Keimblattes (Randwulst) stets vom Keimwalle deutlich geschieden besteht, und schon vor dem Erscheinen der ersten Blutinseln gerade so wie ich es vom interstitiellen Bildungsgewebe der Batrachier beschrieb, sich in ein Zellennetz verwandelt, welches zur Gefässbildung im Gefässhofe verbraucht wird, während die erst im Fruchthofe deutlicher werdende Sonderung der Seitenplatten sich allmählich über jene Gefässschicht ausbreitet (vgl. Nr. 121 S. 184—186. Taf. XII, Nr. 122 S. 46—48. Fig. 8). Es entspricht also diese Gefässschicht durchaus dem Bildungsgewebe, welches bei den Batrachiern am Umfange der Dotterzellenmasse sich an der Innenseite des Visceralblattes ausbildet, um die Blutanlagen (Blutinseln) einzuscheiden und in das Herz überzuführen (vgl. weiter unten). Eine zweite Keimstätte des allgemeinen interstitiellen Bildungsgewebes finde ich in den inneren Segmentblättern (mediale und untere Urwirbelwände His), deren Umbildung in der Entwickelungsgeschichte der Spinalganglien erwähnt wurde; inwieweit die äussere Segmentschicht (Rückentafel aut.) sich später am Bildungsgewebe betheiligt, ist mir bei den Amnioten nicht klar geworden, wogegen ihr vollständiger Uebergang in die subepidermoidalen Theile desselben Gewebes in Forellenembryonen leicht zu verfolgen ist, bei welchen ich überhaupt dieselbe Entwickelung des interstitiellen Bildungsgewebes wie bei den Batrachiern nachweisen konnte. Es scheint mir daher festzustehen, dass in allen Fällen gewisse Theile des mittleren Keimblattes die ersten Grundlagen des interstitiellen Bildungsgewebes abgeben; und nur zur Ergänzung und Vermehrung desselben dient die Einwanderung indifferenter Blutzellen, welche ich mit Rücksicht auf meine Beobachtungen an den Anuren-

larven für alle Wirbelthierembryonen annehme. His leitet nun alles lockere Zwischengewebe von diesen überall in Begleitung der Gefässe auftretenden Bildungszellen ab, welche er zudem „von den Gefässwandungen weitersprossende Zellen“ nennt (S. 175). Da er aber nach seinem eigenen Geständniss die Bildung und Zusammensetzung der primitiven Gefässröhren nicht bestimmt erkannt hat (S. 98) und uns ferner die Erklärung schuldig bleibt, wie er jenen merkwürdigen Vorgang sich selbst vorstellt, so sehe ich in dieser Hypothese am allerwenigsten ein Hinderniss, die einzelnen Lücken der Beobachtung über die Entwickelung des Bildungsgewebes bei den Amnioten durch meine an den Batrachieren und Fischen gemachten Erfahrungen auszufüllen. Die Behauptung W. Müller's dagegen, dass die His'sche Lehre auch für die Batrachier Geltung finde (Nr. 74 S. 353. 417), wird wohl einfach durch den Hinweis darauf widerlegt, dass bei diesen Thieren das Bildungsgewebe sich früher als die Gefässe entwickelt und dass die „zwei Aorten“, von welchen diese Entwickelung ausgehen soll, bei den Batrachiern niemals vorhanden sind. — Aus dieser ganzen Darstellung ergibt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit für alle Wirbelthiere, dass ihr interstitielles Bildungsgewebe theils aus vorgebildeten Theilen des mittleren Keimblattes, theils aus eingewanderten Blutzellen entsteht. Gegenüber der Ansicht aber, dass es nur eine embryonale Bindesubstanz darstelle, muss ich an den von mir an einer anderen Stelle erhobenen Einwand erinnern (Nr. 121 S. 192), dass es durchaus nicht möglich ist, jene Beschränkung in der Thätigkeit des Bildungsgewebes zu beweisen, während auf der anderen Seite es mir zunächst bei Batrachiern und Knochenfischen gelang, seine allgemeine Bedeutung nachzuweisen.

Von den Erzeugnissen des Bildungsgewebes sind hier noch die Gefässe und das Bindegewebe vergleichend zu betrachten. — In der Entwickelungsgeschichte des Blutgefässsystems haben sich von Anfang an bis in die neueste Zeit die verschiedensten Ansichten gegenübergestanden; und dies erklärt sich leicht aus dem Umstande, dass es drei Arten der Gefässbildung gibt (primäre, sekundäre, Dottergefässe), deren Verschiedenheit aber bisher unbekannt blieb, sodass meist das an einer Art Gesehene auf das ganze Gefässsystem übertragen wurde und natürlich den anderen ebenso einseitigen und an verschiedenen Thieren ausgeführten Beobachtungen widersprechen musste. Bei einer solchen Mannigfaltigkeit der zu kritisirenden Untersuchungen sehe ich mich veranlasst, hier einige Bemerkungen über die Dottergefässe der Batrachierembryonen, deren Entwickelungsgeschichte eigentlich in ein späteres Kapitel gehört, sowie

meine eigenen Beobachtungen über die Gefässbildung der Knochenfische und Vögel vorauszuschicken.

Am unteren und seitlichen Umfange der Dotterzellenmasse der Batrachierembryonen bilden sich in der ersten Larvenperiode Inseln von Blutzellen, indem einzelne von den grossen peripherischen Dotterzellen in Haufen kleinerer runder Zellen zerfallen. Zugleich löst sich von der anstossenden Innenseite des Visceralblattes eine Anzahl von Zellen ab, welche unter Ansammlung einiger Interstitialflüssigkeit eine flache Schicht von Bildungsgewebe herstellen. Dieses Bildungsgewebe deckt anfangs die von den neugebildeten Blutzellen ausgefüllten Gruben der Dotterzellenmasse; indem aber die zunehmende Zwischenflüssigkeit die Blutzellenmassen lockert und ausdehnt, treten sie aus der Oberfläche der Dotterzellenmasse hervor und wirken dann auf das umgebende Bildungsgewebe in der gleichen Weise wie die sich ansammelnde Interstitialflüssigkeit bei der Entstehung der primären Gefässe, d. h. sie erzeugen um sich herum netzförmige Schläuche, welche miteinander in Verbindung treten und so das Dottergefässnetz zusammensetzen. Da die Dotterzellenmasse vorn unmittelbar an die Leberanlage (Vordarm) und diese wieder an das Herz anstösst, sodass das Visceralblatt von jener Masse in einer Fläche über die Leber hinweg in die Herzwand übergeht, so ist es verständlich, dass sein Bildungsgewebe die Verbindung zwischen dem Dottergefässnetz und der Herzhöhle vermittelt. In diesen den Vordarm umschliessenden Theilen des Gewebes entstehen ganz nach dem Typus der primären Gefässe die Dottervenen, welche die Blutzellenmasse in das Herz überführen. — Dieses Bildungsgewebe des Visceralblattes ist eben als Bedeckung des Nahrungsdotters homolog der oben bezeichneten Gefässschicht des Hühnerembryo, welche dem Nahrungsdotter (Keimwall) ebenfalls unmittelbar aufliegt; und nimmt man dazu, dass auch dieser Dotter, wie ich es bereits ausführlich beschrieben habe (Nr. 121 S. 180—186), Dotterzellen erzeugt, welche in Haufen von Blutzellen zerfallend (Blutinseln) sich in jene Schicht eindrängen und das sie zunächst umgebende Zellennetz in primitive Gefässwandungen verwandeln, und dass darauf diese mit Blut gefüllten Schläuche sich netzförmig verbinden, so hat man eine vollständige Uebereinstimmung in der Dottergefässbildung der Batrachier und des Hühnchens. Der Fruchthof des letzteren, in welchen nur selten einige Blutinseln vorrücken, entspricht aber dem Gebiete der sammelnden Dottervenen, welche in der Batrachierlarve, in Folge der Beschränkung ihres Nahrungsdotters auf die Ausbreitung des Mitteldarms hinter der Leberanlage, neben

dieser einen sehr kurzen Verlauf bis zum Herzen haben. Diese Venen entstehen höchst wahrscheinlich auch im Fruchthofe des Hühnchens nach dem Typus der Hauptgefässe; schon v. Baer und Remak sahen dort anfangs nur blutleere Kanäle (Nr. 8 I S. 31. 32, Nr. 40 S. 14). Von den übrigen Gefässen des Hühnerembryo kann ich noch anführen, dass dort, wo jederseits eine der beiden primitiven Aorten entsteht, nämlich in dem dreieckigen Raume zwischen dem medialen Rande des Visceralblattes, den Segmenten und dem Darmblatte unmittelbar vor dem Erscheinen des Gefässes etwas lockeres Bildungsgewebe liegt, welches einen Zusammenhang mit demselben Gewebe des Visceralblattes nur stellenweise zeigt und daher unbedenklich wie bei den Batrachiern von den inneren Segmentblättern (untere Segmentfläche) abgeleitet werden kann. In dieser Beobachtung sehe ich einen Beweis, dass die Aorta weder aus einem soliden Zellenstrange sich entwickelt, noch aus der peripherischen Gefässschicht in den Stammtheil hineinwächst. — An den Embryonen der Knochenfische fand ich, dass, wenn auch der eigentliche Ursprung der blutbildenden Elemente nicht ganz sicher zu ermitteln ist, immerhin die Blutinseln ebenso wie bei den Batrachiern und Vögeln an der Oberfläche des Nahrungsdotters entstehen und in die anliegende Schicht des mittleren Keimblattes aufgenommen werden, worauf die Dottergefässbildung in der geschilderten Weise fortschreitet (Nr. 121 S. 196). Hinsichtlich der bleibenden Körpergefässe beobachtete ich, dass die Aortenwurzeln und die Aorten mit ihren ersten Verzweigungen (die intersegmentalen Zweige, die Artt. subclaviae) in dem sehr deutlich ausgebildeten Lückensystem des Bildungsgewebes so entstehen, dass vor dem Erscheinen einer scharfumgrenzten grossen Lichtung an derselben Stelle bereits erweiterte Lücken lagen; die eben entstandenen Gefässwände bestehen aus einer Lage von Zellen, welche zum Theil untereinander verschmolzen sind und jedenfalls hier und da kleine Lücken zwischen sich frei lassen, also ein freilich sehr dichtes, plattes Netz bilden. Diese Beobachtungen halte ich gleichfalls für geeignet, das bei den Batrachiern unmittelbar Erkannte zu bestätigen, dass nämlich die Hauptgefässe des Körpers aus regelmässig angeordneten Intercellulargängen des allgemeinen Bildungsgewebes hervorgehen.

Aus allen meinen Untersuchungen über die Bildung der Dottergefässe und der Hauptgefässe des Körpers ergibt sich, dass ihre Entwickelungsweise im Grunde genommen dieselbe und nur in der äusseren Erscheinung verschieden ist. Denn der wesentliche Bildungsvorgang, nämlich die Ausweitung gewisser Lücken des Bildungsgewebes zu cylindrischen Intercellulargängen durch eine

in ihnen sich ansammelnde Flüssigkeit, bleibt sich gleich; und da selbst im Körper die nach dem Beginn der Herzthätigkeit entstehenden Hauptgefässe den ausweitenden Inhalt von einer bestimmten Seite her und zuletzt sogar in Form vollständigen Blutes aus den bereits fertigen Gefässen zugeführt erhalten, so beschränkt sich der ganze Unterschied in der Entwickelung der Dotter- und Hauptgefässe auf die nicht sehr bedeutenden Differenzen des ursprünglichen Inhalts, welcher bald als blosses Serum, bald in der Form kompakter Blutzellenheerde, oder endlich als vollständiges Blut erscheint, nirgends aber mit den Gefässwänden aus derselben zelligen Anlage hervorgeht, sowie er auch später nicht zu ihnen gehört. Ich hätte daher auch die Entwickelungsgeschichte der beiderlei Gefässe gar nicht so vollständig auseinandergehalten, wenn nicht gerade jene wechselnde äussere Erscheinung zur Quelle der meisten Verwechselungen und Irrthümer in diesem Gebiete geworden wäre. — Die Dottergefässe der Batrachier sind freilich bei den Salamandrinen (vgl. Rusconi Nr. 39 Taf. I II) und bei Alytes (vgl. Vogt Nr. 26 Taf. I), nicht aber bei den am häufigsten untersuchten übrigen Anuren bekannt gewesen; über ihre Entstehung berichtet uns Vogt nichts Besonderes, sondern bringt sie mit allen übrigen Gefässen, die Kapillaren eingeschlossen, unter ein Bildungsgesetz, wonach sie ohne Mitwirkung eines Inhalts entstandene Gewebszwischenräume wären. Diese irrige Auffassung war offenbar der Rückschlag gegen die v. Baer'sche Lehre, welche das zuerst gebildete und in Bewegung gesetzte Blut seine Bahnen in indifferentem Bildungsgewebe ausgraben, und Wandungen derselben erst nachträglich entstehen liess. Diese nur von Reichert anerkannte Lehre enthält, trotz der offenbaren Fehler in der allgemeinen These, in ihren Anfängen, in den Beobachtungen v. Baer's, viel mehr Richtiges als alle späteren Theorien. Auch bei dieser Gelegenheit muss ich darauf aufmerksam machen, wie sehr man v. Baer Unrecht thut, wenn man über seinen theoretischen Auseinandersetzungen seine eigentlichen Beobachtungen vergisst, jene allein als das Ergebniss seiner Arbeit betrachtet. Die Beobachtungen, welche nach v. Baer's eigenem Geständniss seinen vorgefassten und später zu jener Theorie benutzten Vermuthungen nicht entsprachen, enthalten Folgendes (Nr. 8 I S. 31—36). Im Gefässhofe des Hühnerembryo allein füllt wirkliches Blut gleich anfangs die Gefässe, von denen wenigstens die Grenzvene zuerst eine blosse Lücke im Gewebe sei, welche erst später von einer festeren Wandung umschlossen werde. Die Gefässe des Fruchthofes sowie die jüngsten Aortenanlagen enthalten zuerst bloss Blutserum, und jene zeigen sofort Andeutungen einer zarten Wand,

während eine solche an den Aorten eine Zeit lang zu fehlen scheine, und das Blut wahrscheinlich unbestimmt im Bildungsgewebe sich verliere, um sich erst allmählich festbegrenzte Bahnen auszugraben. Aus diesen Bemerkungen ergibt sich, dass meine eigenen Beobachtungen über die Dotter- und primären Körpergefässe sich unmittelbar an die v. Baer'schen anknüpfen lassen, indem sie lediglich als Ergänzungen und weitere Ausführungen der letzteren erscheinen und den gesammten Bildungsvorgang näher bestimmen. Remak brachte dagegen die Ansicht auf, welche in verschiedener Gestalt sich bei allen folgenden Embryologen erhalten hat, dass nämlich alle Dotter- und Hauptgefässe zugleich mit einem Blutinhalte als Differenzirungsprodukte einer gemeinsamen Anlage entstehen. An den nicht ganz leicht zu erforschenden Dottergefässen kann man dies noch zu sehen glauben; nirgends habe ich aber im Körper dieser und aller anderen Wirbelthierembryonen einen noch so schwachen Anhaltspunkt für jene Behauptung gefunden, da die ersten Gefässanlagen überall blutleere Röhren darstellen, welche erst später vom Herzen aus mit Blut gefüllt werden. Diese irrige Ansicht Remak's wurde nur von Kölliker unverändert adoptirt; His folgt ihr, wenn auch nicht ganz bestimmt, in Betreff der Dottergefässe (Nr. 109 S. 98), natürlich unter Voraussetzung des anderen Ursprungs der ganzen Gefässschicht. Die Entstehung der übrigen Gefässe hat His nur ganz allgemein dargestellt: aus der Wand der Dottergefässe sollen Zellenstränge hervorsprossen, welche quer gegen die Längsaxe des Embryo wachsend sich in demselben zu Längssträngen, den Anlagen der Aorten und Kardinalvenen, verbinden, deren Wucherungen das übrige Gefässnetz erzeugen (Nr. 109 S. 100. 175. 176). Da jedoch His über die Zusammensetzung der Wand der Dottergefässe nur eine Vermuthung ausspricht, für die übrigen Gefässe aber nicht einmal andeutet, wie sie aus den nicht weiter beschriebenen „Zellensträngen" entstehen sollen, so befinde ich mich nicht in der Lage, die Behauptung eines bestimmten Thatbestandes zu widerlegen; sollte übrigens His unter den strangförmigen Gefässanlagen etwas Aehnliches verstehen wie Remak, so verweise ich auf das darüber Gesagte. — Klein glaubte zu erkennen, dass die Gefässe des Gefäss- und Fruchthofes aus miteinander verschmelzenden Blasen entständen, aus deren Wand zudem die Blutzellen hervorwüchsen, oder aus Riesenzellen, welche das Blut endogen erzeugten; ich habe diese Auffassung, der sich auch Stricker anschloss (Nr. 120 S. 1218), schon früher zurückgewiesen (Nr. 121 S. 194. 195) und will hier nur hinzufügen, dass Klein jene merkwürdige Entstehungsweise auch auf die Aorten ausgedehnt wissen will

(Nr. 122 S. 44). — Die fadenförmigen Verbindungen zwischen den Dottergefässen, welche seit Remak bekannt sind, gehören offenbar in die Kategorie der kapillären Gefässanlagen, zu denen ich jetzt übergehe.

Ueber die Entwickelung der Haargefässe des Froschlarvenschwanzes, welche das Vorbild für alle analogen Vorgänge geblieben sind, hat, nach der sehr ungenauen Beschreibung Baumgärtner's, Schwann die ersten und nach meiner Erfahrung bisher relativ richtigsten Beobachtungen bekannt gemacht. Richtig ist nämlich die Ansicht, dass das Kapillarnetz aus einem vorgebildeten Zellennetze entsteht; irrig aber die später so oft wiederholte Lehre, dass das Netz in der Weise sich entwickele, dass die Bildungszellen Fortsätze ausschicken, welche sich mit ihren Spitzen zu kontinuirlichen Fäden verbinden. Diese Vorstellung, welche noch auffallender wird, wenn es sich um dotterhaltige, also unvollkommene Zellen handelt, ist so geläufig geworden, dass ich es nicht für überflüssig halte, noch einmal darauf zurückzukommen (vgl. S. 493. 495). Einmal setzt jene Vorstellung voraus, dass die Zellen in ganz ausserordentlichem Grade amöboid beweglich seien, was für die Embryonalzellen mindestens nicht erwiesen ist; ferner verlangt sie, dass solche Zellen vor ihrer selbstthätigen Verzweigung den dazu nöthigen Raum vorfinden, was aber nirgends zutrifft. Denn es ist nicht richtig, dass z. B. in der Schwanzflosse ein solcher Raum vorgebildet wird, in welchen alsdann runde Embryonalzellen einwandern, um sich dort nachträglich netzförmig zu verbinden (Hensen); sondern die Zunahme des ganzen Innenraums der Schwanzflosse fällt mit der Vergrösserung der Interstitien der dort vorher zusammengedrängten Embryonalzellen zusammen, und indem zu gleicher Zeit die früheren Verbindungen der Zellen zu kurzen Brücken und endlich zu längeren Fäden ausgezogen werden, so geht die Entwickelung der Intercellularräume mit derjenigen eines vollständigen Zellennetzes von Anfang an Hand in Hand. In diesem Thatbestande fehlen also nicht nur die nothwendigen Voraussetzungen für die oben bezeichnete Ansicht, sondern es wird dieselbe dadurch auch vollkommen überflüssig. Ich habe ferner bereits ausgeführt, dass und wie die in das ursprüngliche Netzwerk ergossenen Dotterbildungszellen dasselbe vervollständigen, ohne dass zunächst amöboide Ausstrahlungen derselben angenommen zu werden brauchten, und anderseits führt die andauernde Ausdehnung des ganzen Gewebes in Folge des allgemeinen Körperwachsthums so vielfache Verschiebungen und neue Verbindungen herbei, dass ich alle diese Bedingungen zur Herstellung des komplicirtesten Netzwerkes für vollständig genügend erachte. Für die späteren Perioden, in denen die Um-

bildung aller Zellen in vollkommene „Elementarorganismen“ vollendet ist, will ich die amöboiden Verästelungen der Bildungszellen nicht in Abrede stellen, namentlich wo dieselben gewissen Flächen sich anpassend (Gefässwände, Oberflächen mancher Organe), leicht zur Ausbildung oder doch zur Vervollständigung netzförmiger Verbindungen führen können. Es fragt sich nur, ob wir in der Entwickelungsgeschichte der Haargefässe zur ausschliesslichen oder nur bevorzugten Annahme solcher Ursachen gezwungen sind. Durch meinen Nachweis der isolirten Anlagen der sekundären Gefässe und ferner der mit fertigen Gefässen zusammenhängenden weitläufigen Zellennetze, welche bei der theilweise schon eingeleiteten Umbildung ganz unzweifelhaft für Gefässanlagen gehalten werden müssen, ist es einmal festgestellt, dass die seit PLATNER übliche Erklärung der Kapillarbildung sich nur auf spätere Perioden und Vorgänge beziehen könnte, welche allerdings auch allein zur Untersuchung kamen, da man stets die leichtere, aber wie ich früher ausführte (S. 496), durchaus ungenügende Beobachtung älterer Larven vorzog. Anderseits beruhen aber gewisse wesentliche Voraussetzungen der neueren Theorie lediglich auf der Unkenntniss über jene unzweifelhafte Kanalisation von Zellennetzen.* Denn aus meinen bezüglichen Beobachtungen ergibt sich, dass die in gewissen Linien des Zellennetzes ausgebildeten sekundären Gefässe ebenso wie die primären nach verschiedenen Seiten und an vielen Stellen noch unbenutzte Zellenverbindungen behalten, oder solche durch die wandernden Dotterbildungszellen neugebildet werden können. Es fehlt daher jede Nöthigung, die von den Gefässwänden ausgehenden Fortsätze für „Sprossen“, d. h. Wachsthumsprodukte der ersteren zu erklären: sie sind nicht zur Gefässbildung neu entstanden, sondern aus der Zeit zurückgeblieben, wo die Gefässe aus verzweigten Zellen hervorgingen oder, was ich für den selteneren Fall halte, nachträglich sich mit solchen verbanden. Hier erhebt sich nun freilich der Einwand, dass man jene Fortsätze unmittelbar habe wachsen sehen (GOLUBEW, ARNOLD). Ein solcher

* Es bleibt fraglich, ob auch die Bilder, welche die SCHWANN'sche Auffassung seinen Nachfolgern, z. B. KÖLLIKER, empfahlen, wirklich so frühe Entwickelungsstufen betrafen, dass sie genügende Beweiskraft besassen. Denn wenn KÖLLIKER auch anfangs die SCHWANN'sche Darstellung derjenigen von PLATNER so sehr vorzog, dass er über keinen Gegenstand in der ganzen Histiologie sich glaubte zuversichtlicher äussern zu können (Nr. 78 II S. 554), so hat er doch später nicht nur die Sprossentheorie PLATNER's, sondern auch noch andere Hypothesen jener ersten Darstellung substituirt.

Befund wird aber gegenwärtig in einem anderen Lichte erscheinen als früher. Die fertigen Harngefässe des Larvenschwanzes der Anuren, von denen die Untersuchung bisher ausging, besitzen, wie ich gefunden, ebenso wie alle übrigen Gefässe von ihrer ersten Entstehung her mehrfache Verbindungen mit noch indifferenten Theilen des interstitiellen Bildungsgewebes. Diese Verbindungsfäden erreichen mitunter eine solche Feinheit, dass nur die günstigsten Präparate sie zu verfolgen erlauben, und sie daher unter weniger günstigen Beobachtungsbedingungen, wie solche bei der Untersuchung lebender Larven unzweifelhaft vorhanden sind (vgl. S. 496), nach kürzerem oder längerem Verlauf mit freiem Ende auszulaufen scheinen. Wenn also ein solcher dünner Gefässfortsatz von seiner Wurzel in der Gefässwand an nach aussen fortschreitend aufzuquellen beginnt, so kann er unter jenen ungünstigen Beobachtungsbedingungen allerdings nur zu wachsen scheinen, obgleich in der That bloss die Sichtbarkeit seines Verlaufs in derselben Richtung fortschreitet. Da nun diese ursprünglichen Verbindungsfäden der Haargefässe mindestens ebenso zahlreich sind als deren spätere Zweige, so ist es im höchsten Grade wahrscheinlich, dass jedes Hervorwachsen eines Gefässsprosses nur scheinbar ist. Diese Wahrscheinlichkeit wird noch verstärkt durch den Umstand, dass die Spitzen benachbarter angeblicher Gefässsprossen sei es im kürzesten Bogen oder trotz einzelner abweichender Biegungen stets auf einander zu wachsen, um sich darauf zu den bekannten Gefässschlingen zu vereinigen. Denn nach meiner Darstellung erklärt es sich leicht, dass die Gefässbildung auf den Bahnen des ausgespannten Zellennetzes die Maschen desselben umschreibt, also bogenförmig verläuft, und dass wohl die meisten Gefässanlagen die nächste Verbindung zum Zusammenfluss benutzen und so die Bögen und Schlingen schliessen (vgl. S. 508). Im anderen Falle bleibt aber das regelmässige Ergebniss ein wunderbares, und der Erklärungsversuch von Golubew scheint mir weniger sein Ziel zu erreichen, als vielmehr die Schwierigkeit erst recht zu beleuchten. Denn das vorausgesetzte mechanische Hinderniss eines geraden Wachsthums der Gefässsprossen müsste, von allen übrigen Bedenken abgesehen, für jede einzelne Gefässschlinge besonders konstruirt werden, und würde auch dann überhaupt nur eine Biegung der einzelnen Sprossen, aber in keiner Weise das regelmässige Zusammentreffen ihrer Enden erklären. Auf Grund meiner Beobachtungen darf ich also die Gefässsprossentheorie für jeden einzelnen Fall anzweifeln, weil die ihr zu Grunde liegenden Beobachtungen sich als unzuverlässig, gewisse Folgeerscheinungen mit ihnen unvereinbar erweisen; ich darf

ferner jene Theorie als überflüssig erklären, da die dabei nicht beachtete vorausgegangene Entwickelung der betreffenden Theile eine einfachere und natürlichere, weil mit der Bildung der ersten sekundären Gefässanlagen übereinstimmende Deutung auch der späteren Gefässentwickelung gestattet.* Endlich möchte ich aber auch die innere Wahrscheinlichkeit der Gefässsprossentheorie, die Möglichkeit der von ihr behaupteten Vorgänge überhaupt in Frage stellen. Dass eine neugebildete Kapillarwand, an der weder selbstständige, noch zunächst überhaupt welche Zellen vorhanden sind, dieselbe ausserordentliche amöboide Beweglichkeit besitze wie die einzigen vollkommen selbstständigen Zellen und Elementarorganismen des Wirbelthierkörpers, nämlich die den Gefässen entstammenden wandernden Bildungszellen, kann nur demjenigen möglich und gar selbstverständlich erscheinen, der darauf verzichtet hat, die Begriffe des Protoplasmas und des Organismus, d. h. der stofflichen Unterlage gewisser Elementarvorgänge und des individuellen Trägers einer bestimmten Organisation jener Vorgänge, worin eben das Leben besteht, auseinanderzuhalten. Da ich auf diesen Gegenstand weiter unten ausführlich zurückkomme, so sei hier nur bemerkt, dass der Begründer der Gefässsprossentheorie, Platner, seine Ansicht mit der Unbefangenheit äussern konnte, welche der unentwickelte Zustand der Zellen- und Entwickelungslehre damals bedingte, dass wir aber gegenwärtig nicht in der Lage sind, die für den einzelnen Fall nächstliegende Deutung einer auffallenden Erscheinung insbesondere in der Entwickelungsgeschichte als Thatsache zu verzeichnen, ehe wir ihre Beziehungen zu den thatsächlich festgestellten analogen Kenntnissen und namentlich ihre genetischen Voraussetzungen geprüft. — Was nun die der Gefässsprossentheorie angehängte, ganz unhaltbare Hypothese Kölliker's betrifft, so zeigt sie uns das Seitenstück zu der eben kritisirten Auffassungsweise: überwog dort die Wahrnehmung einer isolirten Erscheinung jedes allgemeine Bedenken, so lässt uns diese Hypothese die Stärke eines Vorurtheils, nämlich hinsichtlich des ununterbrochenen Zusammenhangs der Zellenbildung, gegenüber anerkannten Beobachtungen bemessen.

Ueber die Lymphgefässe des Larvenschwanzes kann ich mich kurz fassen. Von den meisten Beobachtern werden sie nach ihrer Entstehung mit Recht den

* Selbst in erwachsenen Thieren finden sich Bilder von reichverzweigten, mit Haargefässen verbundenen „Sternzellen" (vgl. Eberth Nr. 120 S. 205), welche die Annahme sichern, dass dort die Neubildung von Gefässen keine abweichende sei.

Blutgefässen gleichgestellt. Wenn His sie als „Paracellulargänge“ entstehen lässt, so müsste er, um den Widerspruch zwischen Beobachtung und Auffassung zu lösen, sich die eben bezeichnete Hypothese Kölliker's oder eine ähnliche aneignen. — Was den Zusammenhang der Lymphgefässe mit den Sternzellen und ihre „Zacken“ betrifft, so gilt hier dasselbe, was ich über die ähnlichen Verhältnisse der Nerven bemerkte: es haben His, Hensen und Langer es gar nicht beachtet, dass sie offenbar ältere Entwickelungsstufen vor sich hatten als Kölliker, der die früheren Zustände, namentlich den deutlichen Zusammenhang der Lymphgefässe mit dem übrigen Bildungsgewebe im allgemeinen richtig schilderte. Die Zacken erklären sich nach den vorausgeschickten Bemerkungen über die Blutkapillaren einfach als die Ursprungsstellen der feinsten und daher oft unsichtbaren ursprünglichen Fortsätze; auf meiner Abbildung (*Taf. XII Fig. 213*) fehlt nur einer Zacke jede Andeutung einer Fortsetzung. Die kegelförmige Vorragung der Gefässwand ist übrigens nicht ohne weiteres auf eine beginnende Kanalisirung des Fortsatzes, sondern gewiss zum grössten Theile auf die Zugwirkung des sich beständig ausdehnenden Zellennetzes zu beziehen; denn dieselbe Gestalt der Fortsatzwurzeln besteht auch an den soliden Gefässanlagen wie überhaupt am ganzen Zellennetze des Bildungsgewebes. Ebenso wie hinsichtlich dieser Zacken muss ich auch die Angabe Kölliker's über die blinden Ausläufer der Lymphgefässe bestätigen. — Mit Rücksicht auf das, was ich über die Lymphgefässe des Larvenschwanzes im Vergleiche zu denen des übrigen Körpers in der Beschreibung sagte, dürfte es geboten sein, die bisherigen, auf das erste Objekt beschränkten Erfahrungen über die Lymphgefässentwickelung nicht unbedingt für alle Lymphgefässe oder selbst Lymphkapillaren anderer Körpertheile und anderer Wirbelthiere zu verwerthen.

Das Bindegewebe ist bisher von allen Bindesubstanzen der Batrachier am wenigsten embryologisch untersucht worden. Die homogene subepidermoidale Membran, welche Remak als vorläufige, Eberth als bleibende Unterhaut auffasst, glaube ich mit mehr Recht nach dem Vorgange Hensen's für eine blosse Basalmembran erklären zu dürfen. Auffallend bleibt es, dass Remak diese Membran im Schwanze ganz richtig als verdichtete Zwischensubstanz, am Bauche aber als ein Verschmelzungsprodukt von Zellen betrachtet. Ihr leicht nachweisbarer Ursprung in der erstgenannten Weise schliesst die Möglichkeit aus, ihr zerklüftetes oder faseriges Gewebe mit dem eigentlichen fibrillären Bindegewebe zu vergleichen. Die Entwickelung des letzteren ist an höheren Wirbelthieren häufiger untersucht, aber in sehr verschiedener Weise gedeutet

worden. SCHWANN glaubte, dass die Spaltung spindelförmiger Bildungszellen in feinste Fasern die Fibrillenbündel des gewöhnlichen Bindegewebes und der Sehnen herstelle (Nr. 77 S. 137. 147); seitdem beachtete man aber auch besonders die Zwischensubstanz der zelligen Elemente der Bindegewebsanlagen, und der Ursprung dieser Substanz, sowie der Antheil, den man ihr bei der Entwickelung des Bindegewebes zuschrieb, bilden die wichtigsten Differenzpunkte aller späteren Auffassungen. KÖLLIKER führt alle Bindegewebsformen zurück auf die einfache zellige Bindesubstanz, welche ursprünglich einzig und allein aus runden, indifferenten Embryonalzellen bestehe (Nr. 79 S. 57. 76). Wenn dieselben in Kontinuität bleiben, bilden sie die unächten Epithelien der serösen Säcke, des Herzens und der Gefässe (S. 62). Meist scheiden sie aber eine Flüssigkeit aus, welche sich zu einer festeren Grundsubstanz verdichtet, während die Zellen sich netzförmig verbinden oder getrennt verschiedene Formen annehmen (S. 40. 58). Die Grundsubstanz kann dabei gallertig weich bleiben (Gallertgewebe), oder sie verknöchert (echter Knochen, Zahnbein), oder zerfällt endlich in die leimgebenden Fibrillen des gewöhnlichen Bindegewebes, wobei die ursprünglichen Embryonalzellen sich in die zelligen Elemente der ausgebildeten Formen (Knochen-, Bindegewebskörperchen) verwandeln (S. 58. 76). Eine Grundsubstanz des einfachen netzförmigen Bindegewebes erwähnt KÖLLIKER überhaupt nicht; die Zellennetze werden aber bloss mit den zelligen Elementen des fibrillären Bindegewebes verglichen (S. 79). M. SCHULTZE brachte dagegen die Ansicht auf, dass die Fibrillenmasse aus den Leibern miteinander verschmolzener Zellen hervorgehe, deren unveränderte Reste mit den zurückbleibenden Kernen die Bindegewebskörperchen bilden (Nr. 92 S. 12. 13). Diese Ansicht hält auch ROLLETT für die wahrscheinlichste (Nr. 120 S. 67), während STRICKER sie für unerwiesen, dagegen als Thatsache erklärt, dass, wie es KUSNETZOFF und OBERSTEINER behaupten (vgl. Nr. 120 S. 62), die Fibrillen aus Zellenfortsätzen entstehen (Nr. 120 S. 1217). BOLL's Darstellung scheint mir von denjenigen SCHWANN's und M. SCHULTZE's nicht wesentlich abzuweichen (Nr. 126). — Ich habe über die Entwickelung des Bindegewebes nur an Batrachiern ausreichende Untersuchungen angestellt, glaube aber in denselben genügende Anhaltspunkte zur Beurtheilung der analogen Vorgänge bei anderen Wirbelthieren zu finden. Zunächst liefern also meine Untersuchungen die thatsächliche Bestätigung dessen, was M. SCHULTZE aus allgemeinen Gründen glaubte annehmen zu dürfen. Und zwar gilt es nicht bloss für das Bindegewebe, sondern für alle Bindesubstanzen mit fester Grund-

oder Zwischensubstanz, dass dieselbe aus den verschmolzenen Leibern der Bildungszellen hervorgeht, die Knorpel-, Knochen- und eigentlichen Bindegewebskörperchen aber sekundäre Bildungen sind, ganz analog den Muskelkörperchen und Nervenzellen. Ja selbst die Elemente der epithelialen Bindesubstanzen, vor allem der Innenhäute der Gefässe und der Kapillarwände sind nach meiner Erfahrung sekundäre Bildungen und keinesfalls die Endprodukte einer kontinuirlichen Formentwickelung der ursprünglichen, embryonalen Bildungszellen. Aus diesem Thatbestande ergibt sich nicht nur die Unhaltbarkeit der Kölliker'schen Anschauung, sondern auch eine relative Uebereinstimmung im Bildungsverlaufe aller Bindesubstanzen, welche in allen ihren wesentlichen Theilen auf die ursprünglichen Bildungszellen selbst zurückzuführen sind. Allerdings glaubt auch Kölliker einen „genetischen Zusammenhang" der Bindesubstanzen in ihrer gleichen Anlage zu erkennen (Nr. 79 S. 57); diese Anlage aus ganz indifferenten Zellenmassen hätten aber die Bindesubstanzen mit allen übrigen Geweben gemein, auch wenn man den Umstand nicht berücksichtigen wollte, dass die interstitielle Bindesubstanz des Centralnervenorgans, der Netzhaut und der Ganglien ebensowenig aus durchweg vollständigen Embryonalzellen sich entwickelt wie die Innenhäute aller sekundären Gefässe. Weiter hätten aber die epithelialen und einfach netzförmigen Bindesubstanzen nach Kölliker's Darstellung gar keine Gemeinschaft mit den wesentlichen Theilen des fibrillären Bindegewebes und überhaupt mit der sogenannten Grundsubstanz aller übrigen Bindesubstanzen. Abgesehen von der ungenügenden Beobachtung offenbart aber die Theorie Kölliker's auch gewisse Mängel der Vorstellung, welche ich hervorhebe, weil sie, unbeachtet gelassen, in ähnlichen Fällen leicht wiederholt werden könnten. Kölliker hat nämlich die Intercellularsubstanzen mit den Ausscheidungsprodukten der Drüsen und freien Oberflächen zusammengestellt (a. a. O. S. 38).* Bei den letzteren Bildungen erfolgt die Ausscheidung auf einer anderen Seite der betreffenden Zellenschicht als die Stoffaufnahme, sodass man die Ausscheidungsprodukte allerdings gesondert bestimmen kann. Wie soll man sich aber bei den übrigen Geweben, deren Zellen allseitig von einer Intercellularsubstanz umgeben werden, die Entstehung der letzteren „durch Ausscheidung von Flüs-

* Eine theilweise Ausnahme wird nur für den Knorpel zugelassen, indem die Knorpelkapseln als Zellenwandungen an der Bildung der Grundsubstanz des Knorpels theilnehmen (Nr. 79 S. 68)

sigkeit im Innern von ursprünglich zusammenhängenden Zellenmassen" vorstellen? Mag man nun an die Embryonalzellen oder die späteren Bildungszellen denken, so ist es klar, dass sie ohne entsprechende Aufsaugung keine Flüssigkeit ausscheiden können, sodass, wo dieser Stoffwechsel allseitig und gleichartig erfolgt, irgendeine von aussen stammende Intercellularflüssigkeit gerade die nothwendige Voraussetzung jeder Ausscheidung ist, welche wiederum beständig sich mit jener vermischt. Sollte in dieser die ursprünglichen Zellen umspülenden Flüssigkeit rund um dieselben eine Verdichtung entstehen, so könnte diese Umbildung nicht einseitig auf die gar nicht isolirbare Zellenausscheidung, sondern nur auf die Wechselwirkung der schon bestehenden und durch Zufuhr stets erneuerten Zwischensubstanz und der Zellenthätigkeit zurückgeführt werden. Also auch bei der Annahme, dass die M. Schultze'sche Theorie falsch wäre, erschiene die Auffassung Kölliker's nicht zutreffend, dass die festen Grundmassen der Bindesubstanzen Abscheidungen der Zellen wären, „die sie in sich bereitet haben" (S. 38). Wenn aber diese Massen, soweit meine Erfahrung reicht, ohne Ausnahme als Verschmelzungsprodukte von Zellen und daher als sekundäre Intercellularsubstanzen sich ergeben, so sind davon die Bildungen wohl zu unterscheiden, in denen die ursprüngliche Interstitialflüssigkeit unter gewissen Bedingungen, wozu in erster Linie ein gewisser Abschluss gegen die Umgebung zu gehören scheint, sich eigenthümlich verdichtet. Eine solche Bildung, z. B. der Glaskörper des Auges, darf in toto mit den anderen Bindesubstanzen gar nicht verglichen werden; nur sein Zellengerüst und dessen Umbildungsprodukte sind das vergleichbare Aequivalent, während die gallertige Zwischensubstanz ihm gegenüber dieselbe Stellung einnimmt wie die lymphoiden Zellenmassen zum bindegewebigen Fasergerüst eines lymphatischen Follikels, aber durchaus nicht, wie Kölliker meint (S. 58), der Grundsubstanz des Knorpels und Knochens oder der Fasermasse des Bindegewebes entspricht. — Hält man daran fest, dass nach unseren jetzigen Kenntnissen alle Bindesubstanzen unmittelbar aus Zellen hervorgehen, so wird man zugeben, dass die von Schwann gelieferte Entwickelungsgeschichte des fibrillären Bindegewebes im wesentlichen richtig ist, und dass, nachdem andere Auffassungen sie verdrängten, die neueren Beobachtungen und Deutungen eine Rückkehr zu der Schwann'schen Ansicht bedeuten. Denn es stehen die neueren Wiener Untersuchungen und die Beobachtungen Rollett's gar nicht im principiellen Widerspruche, sondern es wird nur für eine Bindegewebsform (Sehnen) die getrennte Umbildung der ursprünglichen Bildungszellen behauptet, während auf der an-

deren Seite die Entwickelung der Fibrillen in einer Verschmelzungsmasse derselben für wahrscheinlich gehalten wird. Nach meinen Erfahrungen muss ich die erste Bildungsweise, wie ich schon in der Beschreibung erwähnte, auf einzelne Zellen beschränken, für die ganze Masse jedoch in Abrede stellen.

Ebenso wie die vergleichende Betrachtung der Leistungen des mittleren Keimblattes zur näheren Prüfung der ganzen morphologischen Entwickelung einlud, ist hier der Ort, nach der Darstellung der Entwickelung der verschiedenen Gewebsformen, die Bedeutung der ganzen Histiogenese, ihr Verhältniss zur morphologischen Entwickelung und überhaupt zur Herstellung des ganzen individuellen Lebens zu erläutern. Nur eine Gewebsform, welche in den folgenden Abschnitten häufiger vorgeführt werden wird, ist bisher nur ganz beiläufig bei der Oberhaut und den Sinnesorganen erwähnt worden, nämlich das Epithel und seine Modifikation in den absondernden Drüsen. Desshalb bemerke ich hier zur Ergänzung ihrer allgemeinen Bildungsgeschichte, dass alle echten Epithelien mit den unmittelbar aus ihnen abgeleiteten Bildungen dadurch sich von allen ähnlichen Geweben, den unechten Epithelien oder Endothelien, unterscheiden, dass ihre Elemente unmittelbar auf die Embryonalzellen sich zurückführen lassen und daher nebst den Blutzellen* als primäre Zellen allen übrigen entgegengestellt werden können.

Nachdem v. Baer den Grund zur morphologischen Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere gelegt, gab die bald darauf bekannt gewordene Zellenlehre Schwann's die Veranlassung, das Verhältniss der Histiogenese zu jener Entwickelungsgeschichte zu prüfen. Dies geschah zuerst durch Reichert. Er nimmt zwei, die ganze individuelle Entwickelung beherrschende Principien an, 1. eine dem zelligen Bildungsmaterial eigenthümliche Kraft der Umbildung in einzelne Organe und Gewebe (Nr. 28 S. 21. 33. 37), 2. den Endzweck der Entwickelung, welcher im Typus des fertigen Thieres zum Ausdruck komme

* Ich kann hier mit Sicherheit nur die Blutzellen und natürlich auch die Dotterbildungszellen der jüngeren Larven anführen. Denn es scheint festzustehen, dass die Masse der späteren Blut- und Bildungszellen (Wanderzellen) durch Lymphzellen ergänzt wird, deren Ursprung und Entwickelung aber noch unbekannt sind.

und die Anordnung jener Einzeltheile von Anfang an bestimme (S. 41—44. 60). Es wird also die Verschiedenheit der Gewebsbildung in gar keinen Kausalzusammenhang mit der morphologischen Entwickelung gebracht, sondern nur von der „eigenen Energie“ der Embryonalzellen, d. h. da die letzteren in den einzelnen Embryonalanlagen nach Ursprung und Zusammensetzung vollkommen gleich sind, von übersinnlichen Ursachen abhängig gemacht. Dass die Lehre von dem die morphologische Entwickelung bestimmenden Endzwecke auf dasselbe Ergebniss hinausläuft, brauche ich nicht weiter auszuführen.

Remak glaubte bei seinem Versuche, die leitenden Gesichtspunkte in der Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere festzustellen, einseitige teleologische Erklärungen entbehren zu können, weil sowohl manche Zweckmässigkeitsrücksichten als auch anderseits die „Umwege“ und die „Unbequemlichkeit“ bei der Bildung der Organe sich gleicherweise zurückführen liessen auf „eine innere Nothwendigkeit, sie aus einer bestimmten Anlage hervorgehen zu lassen“ (Nr. 40 S. 102. 103). In demselben Sinne einer einheitlichen, besonderen Bedeutung jedes Keimblattes ist Remak der Ueberzeugung, „dass die Bildungsgesetze des Thieres mit den physiologischen Gesetzen des entwickelten Zustandes im Einklange stehen“ (S. 76), und sucht diesen Einklang sowohl in den Beziehungen der Keimblätter zur Bildung der verschiedenen Organe (morphologische Entwickelung) als zu den grossen physiologisch differenten Gewebsgruppen des erwachsenen Körpers zu finden. In ersterer Hinsicht sieht er „den entwickelungsgeschichtlichen Werth des oberen Keimblattes in dessen Bestimmung, die Sinnesorgane und deren Centralorgane zu bilden“ (S. 75); doch bekennt er selbst, dass damit nur die hervorragenden Leistungen des Sinnesblattes bezeichnet seien, und die übrigen ganz anderen Zwecken dienen (S. 76), dass ferner die Einheit jener Bildungsthätigkeit nur in den Beziehungen zu den Sinnesorganen überhaupt zu suchen sei, während die einzelnen Bildungen im übrigen die grössten histiologisch-physiologischen Verschiedenheiten darböten (S. 100). In der physiologischen Charakteristik des mittleren Keimblattes wird die motorische Eigenschaft, welche die verschiedensten Gewebe (Muskeln, Nerven, Skelettheile) vereine, in den Vordergrund gestellt; ihre Verwandtschaft mit der demselben Keimblatte zukommenden keimbereitenden Thätigkeit sucht Remak daraus zu erweisen, dass auch der Bewegungsapparat „die Fähigkeit besitzt, durch Wirkungen nach aussen hin die Existenz des Individuums zu sichern“ (S. 101—103). Dagegen „trotzen die Urnieren jedem Versuche, ihnen im Entwickelungsplan eine entsprechende Stelle anzuweisen“, weil sie nicht aus

dem Darmdrüsenblatte entspringen, dessen Bedeutung in der Bildung assimilirender und absondernder Organe der Ernährung beruhe (S. 76. 77). — Aus dieser kurzen Uebersicht des REMAK'schen „Entwickelungsplans" erhellt zur Genüge, zu welcher Einschränkung der angenommenen specifischen Bedeutung der Keimblätter ihn seine Beobachtungen zwangen. Die ganze physiologische Gleichartigkeit in den Leistungen eines Keimblattes beruht eben nur in dem gleichen „physiologischen Zweck" bei verschiedenem „physiologischen Werth" der aus derselben Anlage hervorgehenden Organe (S. 77); und jener bezeichnet zudem nicht einmal die ausschliessliche, sondern bloss eine subjektiv bemessene hervorragende Verwendung der Keimblätter, sodass der „thierische Charakter" des Sinnesblattes nach der Abschnürung des Centralnervenorgans und der Sinnesorgane im Hornblatte sich sogar in den „pflanzlichen Charakter" des Darmdrüsenblattes verwandle (S. 78). — REMAK erwähnt ferner beim Hornblatte und beim Darmdrüsenblatte eine histiologische Uebereinstimmung ihrer Erzeugnisse, welche aber wenigstens im ersteren durchaus nicht mit dem die morphologische Entwickelung beherrschenden physiologischen Zweck oder dem schliesslichen histiologisch-physiologischen Werth jener Erzeugnisse zusammenfällt, sondern sich auf die gleichartige äussere Erscheinung während der Entwickelung beschränkt, sodass z. B. die Linse, das Nasen- und Mundepithel, die Horngebilde u. s. w. als oberhäutige, gefäss- und nervenlose Theile nebeneinander gestellt werden (S. 100). Es lässt sich darin die Andeutung nicht verkennen, dass jene Uebereinstimmung wesentlich in der freien Oberfläche der genannten Blätter oder, allgemeiner ausgedrückt, in einer Lagebeziehung derselben begründet ist. Dass eine solche Auffassung REMAK selbst vorschwebte, beweist er dadurch, dass er das Gemeinsame der Sinnesanlagen in den blasigen Ausstülpungen, also lediglich in der Formbildung erkannt und die ganze sensorielle Thätigkeit des oberen Keimblattes mit der Oberfläche des embryonalen Körpers in Verbindung bringt (S. 100. 101). Ja, diese Erkenntniss veranlasst ihn, das Horn- und das Darmdrüsenblatt als oberhäutige und drüsenbildende Embryonalanlagen direkt miteinander zu vergleichen und in dieser Gleichartigkeit, deren morphologische Begründung ihm allerdings nicht klar wurde, „eine breite und sichere Grundlage der Histologie" anzuerkennen (S. 78. 100). Es konnte aber REMAK unmöglich entgehen, dass diese Begründung der Histiogenese weder mit der Lehre vom besonderen physiologischen Zweck der Keimblätter noch mit der blossen Sonderung der letzteren zusammenhing, und so verlässt er uns am Schlusse seiner trefflichen Untersuchungen

in der schlecht verdeckten Unsicherheit, ob er in der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere das Hauptgewicht in der That auf jenen mangelhaft erwiesenen Endzweck der einzelnen Keimblätter legen sollte, welchem er doch die morphologische Entwickelung unterstellt hatte, oder ob nicht in jener, nach ihren Ursachen allerdings nicht klar erkannten Grundlage der Gewebsentwickelung ein noch wichtigerer Anhaltspunkt gegeben sei. — Unsere Betrachtung führt uns zu dem Ergebniss, dass Remak trotz seiner Verwahrung gegen eine unbeschränkte teleologische Erklärung anfangs doch der hergebrachten Auffassung vom Einflusse des Endzwecks auf die Entwickelung und von der specifischen Bedeutung der Keimblätter für die morphologische Entwickelung anhing; dass aber gerade seine mit anerkennenswerther Unbefangenheit angestellten Untersuchungen ihn ganz allmählich dahin brachten, die Autorität jener Lehre anzuzweifeln und wenigstens daneben einen ursächlichen Zusammenhang gewisser allgemeiner Vorgänge unmittelbar in einer eingehenden Beobachtung zu suchen. Indem er dies zunächst bei der Histiogenese unternahm, konnten ihm deren innige Beziehungen zur morphologischen Entwickelung um so weniger klar werden, als die letztere sich ihm noch immer im Lichte der bezeichneten Vorurtheile darstellte.

Wie wenig indessen dieser Fortschritt Remak's in der Erkenntniss der Entwickelungserscheinungen verstanden wurde, ergibt sich daraus, dass von seinen Nachfolgern als sein Hauptverdienst bezeichnet wurde, die histiologische Sonderung mit der Keimblattbildung in Parallele gebracht zu haben (vgl. His Nr. 109 S. 49), während er selbst, wie ich eben zeigte, dies gar nicht einmal versucht hat. Diese missverständliche Auffassung der Remak'schen Darstellung entsprang daher, dass die meisten seiner Nachfolger ihre histiogenetischen Einzelforschungen in eine ganz bestimmte Verbindung mit seiner Keimblattlehre zu bringen suchten; bei His aber, dem ersten Embryologen, der seit Remak eine umfassende und selbstständige Entwickelungsgeschichte eines Wirbelthiers schrieb, überwog zu sehr die Neigung zur Spekulation, um nicht gerade die ähnlichen Seiten in Remak's Untersuchungen besonders hervorzuheben. Was aber nach meiner Ansicht Remak besonders auszeichnet, dass bei ihm die traditionelle und anfangs von ihm selbst anerkannte allgemeine Auffassung in Folge der objektiven Beobachtung eigentlich vollständig Schiffbruch leidet, hält His offenbar für die Folge unvollkommener Handhabung der aprioristischen Theorie, welche bei ihm überall dort, wo die Beobachtung sich ihr nicht zwanglos oder gezwungen fügt, einfach über sie hinwegschreitet. Ich

habe die His'sche Darstellung bereits an anderen Stellen aufgezeichnet (vgl. S. 256. 257, Nr. 121 S. 145—162. 187—192), aber noch keine Gelegenheit gehabt, sie in ihrem ganzen Zusammenhange zu kritisiren, wie es hier geschehen soll.

His geht bekanntlich von der Annahme zweier nach Ursprung und Leistungen durchaus getrennten Keime aus: der Hauptkeim oder der umgewandelte Hauptdotter (Primordialei Waldeyer) liefere alle Gewebe mit Ausnahme des Blutes und der Bindesubstanzen und führe zudem die morphologische Gliederung allein und ganz selbstständig aus; der Nebenkeim stamme vom Nebendotter und des weiteren direkt von den Bindesubstanzzellen des mütterlichen Organismus ab, bilde das Blut und die Bindesubstanzen und passe sich in seiner Formbildung vollständig dem Hauptkeime an (Nr. 109 S. 34—42. 183). Die morphologische Entwickelung erfolge dadurch, dass ein ungleichmässiges Wachsthum (Massenzunahme) des Keims Faltungen hervorrufe, in denen die mechanischen Bedingungen für alle weitere Formbildung zu suchen seien (S. 184). Neben dieser mechanischen Begründung kehrt aber bei His, wie ich in meiner oben citirten Arbeit nachgewiesen habe, das Dogma wieder, dass der physiologische Werth eines Körpertheils seinen Ursprung und seine Entwickelung bestimme, und dass daher auch in Ermangelung eines Beweises die beiden ursprünglichen Keimblätter als animales und vegetatives anzusehen seien. Hinsichtlich der histiologischen Entwickelung unterscheide sich der Hauptkeim wieder bedeutsam vom Nebenkeime, indem „für die archiblastischen Gewebe das Entwickelungsgesetz im Akte der Zeugung scharf bestimmt wird. Eine archiblastische Zelle durchläuft sonach niemals eine Entwickelungsstufe, in der sie eben so gut Muskel- als Nerven- oder Epithelialzelle werden könne, und in welcher es blos von äusseren Verhältnissen abhinge, ob sie das eine oder das andere wird. Jeder Zelle ist vielmehr ihre Entwickelungsbahn vorgeschrieben“ (S. 200). Der Nebenkeim sei dagegen auch in seiner histiologischen Entwickelung von den Organen und Geweben des Hauptkeims, denen er sich anschliesse, abhängig. Ferner soll die histiologische Entwickelung des letzteren nur in untergeordneten Punkten von der morphologischen Gliederung beeinflusst werden (S. 198), dennoch aber in den vier Hauptformen der archiblastischen Gewebe (Nerven, animale und organische Muskel, Epithel) mit der vierfachen Keimschichtung, in der obersten Schicht zudem mit deren Sonderung in einen centralen und einen peripherischen Theil zusammenfallen, wobei das

ungleichmässige Wachsthum in ein ganz bestimmtes Verhältniss zum physiologischen Werth jener Gewebe gebracht wird (S. 195. 196).*

His selbst sieht in der Annahme seiner zwei Keime und eines allgemeinen Grundgesetzes ihres Wachsthums die zwei Principien, deren Feststellung die Aufgabe seiner Arbeit sei (S. VI). Den grundverschiedenen Ursprung und die völlig gesonderte Entwickelung beider Keime begründete His 1. aus der Entwickelung des Eierstockseies, 2. aus der Entwickelungsgeschichte des Keimwalls. Die merkwürdige Einwanderung der ovarialen Bindesubstanzzellen in den jungen Eifollikel hat sich aber durch die Untersuchungen von Waldeyer als Irrthum erwiesen, und ich konnte Oellacher darin bestätigen, dass in dem sogenannten weissen Dotter des eben befruchteten Eies überhaupt keine Zellen vorkommen (vgl. Nr. 121 S. 155 u. flg.) Aber selbst wenn die von His angenommene Zusammensetzung des Eierstockseies richtig wäre, so steht ihm doch gar kein Urtheil über die ferneren Schicksale der ovarialen Keime zu, da er von der ganzen, so ausserordentlich wichtigen Entwickelung, welche das reife Ei bis zum Beginn der Bebrütung durchläuft, nichts Erwähnenswerthes weiss (Nr. 109 S. 38), also die Erhaltung der beiden Keime, insbesondere der Uebergang des Nebenkeims in den Keimwall sich nur als eine durch keine einzige Thatsache unterstützte Vermuthung ergeben (vgl. Nr. 121 S. 156). Und auch die letzte Stütze der His'schen Darstellung, die Entwickelungsgeschichte des Keimwalls (Nebenkeim), bestätigt sich in keinem einzigen Punkte (Nr. 121 S. 192). Das einzige, was vom Keimwalle her, nicht aus ihm selbst, in den Embryo übergeht, ist das Blut, und die einzige Anlage, welche in der äusseren Erscheinung an den His'schen Nebenkeim erinnert, ist mein interstitielles Bildungsgewebe; offenbar hat nun His aus einer irrthümlichen Vermengung beider Erscheinungen sich das Bild seines den Hauptkeim durchwuchernden Nebenkeims konstruirt. Wenn aber in meinem Bildungsgewebe eine Scheidung der von den Embryonalanlagen abstammenden und der aus dem Blute eingewanderten Elemente gar keinen Sinn hätte, ist der genaue Nachweis der angeblich strengen histiologischen Sonderung der beiderlei Keimtheile für His ganz unerlässlich; er hat dieselbe aber nicht einmal wahrscheinlich gemacht, und sich eben wieder mit der blossen Behauptung begnügt.

---

* His formulirt das betreffende Gesetz folgendermassen: „Es steigt die physiologische Dignität eines archiblastischen Gewebsblastems mit der Grösse der Wachsthumsgeschwindigkeit, welche dem Blastem im Beginn der Entwickelung zukommt"!

Kurz, die Lehre von den beiden Keimen ist weniger aus unvollkommener Beobachtung als aus überwiegender Spekulation hervorgegangen.

Ebenso illusorisch erweist sich auch das zweite Princip der His'schen Entwickelungsgeschichte. Sein in den „theoretischen Ableitungen" so mühsam ausgearbeitetes Wachsthumsgesetz soll die morphologische und histiologische Sonderung gleicherweise erklären. Die Thatsache der Massenzunahme des Keims vom ersten Anfange der Entwickelung an wird dabei als selbstverständlich vorausgesetzt. Diese Auffassung ist ganz erklärlich, solange man seine Aufmerksamkeit auf die Formveränderungen beschränkt: die äusseren Formen „wachsen" so augenfällig, ein Nahrungsmaterial (Nahrungsdotter) ist so reichlich vorhanden, dass die Massenzunahme, welche man in den vorgeschrittenen Embryonalperioden mit der wägenden Hand feststellen kann, auch am Keime und den jüngsten Embryonen unzweifelhaft erscheint. Einer weitläufigen Theorie ihres organischen Wachsthums hätte aber doch eine Prüfung der grundlegenden Thatsache vorausgehen sollen. Bei einer solchen Prüfung sind wir auf die Vergleichung der Durchschnitte und der einzelnen Elemente angewiesen. Berücksichtigt man, dass der sich furchende Keim kompakt ist, und dass seine Elemente später grossentheils sehr locker angeordnet sind, so wird man bei dem Vergleich der medianen Durchschnitte,* welche ich in meinem Aufsatze abbildete (Nr. 121 Fig. 1—7), und welche bis zur Zeit der beginnenden Abschnürung des Kopfes reichen, 1. eine Massenzunahme des Keims nicht wahrscheinlich finden, geschweige sich von ihr überzeugen können, dagegen 2. erkennen, dass die Ausbreitung des Keims zuerst in der Mitte und dann am Rande auf Kosten seiner Mächtigkeit erfolgt. Ferner kann man sich aus der vergleichenden Untersuchung der Querdurchschnitte verschiedener Keime überzeugen, dass deren Formveränderungen nicht auf einer Massenzunahme, sondern einer Massenverschiebung beruhen, wie ich es in der morphologischen Entwickelungsgeschichte der Batrachier ausführlich darstellte. Während jener Umbildungen vermehren sich nun allerdings die Elemente des Keims, aber die Fig. 1—7 und 37—46** der bezeichneten Arbeit erweisen, dass ihre Verkleinerung mit der Vermehrung Schritt hält und allein während der Bebrü-

* Solche Durchschnitte fallen mit der Queraxe des ganzen Eies zusammen, sind also auch an den unbebrüteten Keimen mit ziemlicher Genauigkeit ausführbar.

** Da die Fig. 37 und 38 nur stärker vergrösserte Theile der Fig. 6 und 7 darstellen, so bieten die bezeichneten Abbildungen eine durchaus fortlaufende Reihe.

tung bis zum Beginn der Blutbildung die Masse der einzelnen Zelle auf den vierten Theil und noch mehr reducirt. Ich muss daher die Behauptung von His: „Die Keimscheibe wächst durch Vermehrung und Vergrösserung ihrer Zellen“ (Nr. 109 S. 53) für durchaus unbegründet erklären. Mit der Herstellung der Gefässe beginnt jedenfalls eine nachweisbare Massenzunahme des Keims, aber einmal sind alsdann die meisten fundamentalen Vorgänge der morphologischen Entwickelung bereits abgeschlossen, und ferner berührt nach His selbst diese Massenzunahme nicht den dem Wachsthumsgesetze unterworfenen Hauptkeim. Den Anfang einer wirklichen Ernährung der Embryonalzellen und daher einer Massenzunahme während ihrer Vermehrung setze ich entsprechend einer früheren Darstellung (S. 104) in die Zeit, wo die Umbildung der Dottersubstanz vollendet ist. Noch leichter ist der Nachweis einer mangelnden Massenzunahme des Keims und des Embryo bei den Batrachiern, indem selbst die Möglichkeit derselben sowohl für das ganze Ei (S. 78) wie insbesondere für den Keim von dem zelligen und längere Zeit unveränderten Nahrungsdotter (Dotterzellenmasse) her ausgeschlossen werden kann. Mit solchem Nachweise ist natürlich auch das ganze Wachsthumsgesetz gerichtet. Doch will ich seine Bedeutung gar nicht bloss von seiner äusseren Berechtigung abhängig machen und es auch unter der Voraussetuung eines thatsächlichen Wachsthums prüfen. Nachdem His alle möglichen Folgen eines ungleichmässigen Wachsthums erwogen (Nr. 109 S. 51—56. 184—188), zählt er „die durch die Beobachtung constatirbaren Eigenschaften des Wachsthumsgesetzes“ auf, also den thatsächlichen Inhalt seiner auf den Hühnerkeim bezogenen Theorie, um darauf zu dem überraschenden Ergebniss zu kommen, dass jene Sätze der „unmittelbare Ausdruck der Beobachtung“ seien (S. 190). Diese aus v. Baer's Entwickelungsgeschichte entlehnten geistreichen Verallgemeinerungen gewisser Formveränderungen der Keimschichten könnte man allenfalls ein Erscheinungsgesetz nennen, welches das Wesentliche und Gesetzmässige einer Erscheinung zusammenfasst und hervorhebt und dadurch die Aufmerksamkeit auf das zu Grunde liegende Kausalgesetz lenkt, ohne es selbst zu enthalten oder zu bezeichnen. Allerdings sucht His sowohl seine Keimfalten aus den Formbedingungen der sich ungleichmässig ausdehnenden Keimschichten und aus ihnen wieder andere Erscheinungen zu erklären; aber er selbst bezeichnet die Spaltungen, Falten u. s. w. nur als Folgen seines Wachsthumsgesetzes (S. 55), und dieses bleibt eine blosse Summe von gesetzmässigen Wachsthumserscheinungen, deren einheitlicher Ursprung und Verlauf bei His um so geheimnissvoller erscheinen müssen, als ihm die

nicht ganz kurze Entwickelung des Keims bis zu dem Punkte, wo seine Untersuchungen anfingen, völlig unbekannt blieb. Unter der Voraussetzung des Wachsthums ist also das His'sche Wachsthumsgesetz thatsächlich nur eine Aufzählung gewisser allgemein ausgedrückter morphologischer Erscheinungen, wie wir sie in ähnlicher Weise schon bei v. Baer antreffen. Und sollte es etwa andeuten, dass man auf demselben Wege der Untersuchung bis zu einer einheitlichen Begründung jener Vorgänge gelangen könnte, so wäre es im günstigsten Falle ein Problem zu nennen, dessen ganze Bedeutung natürlich davon abhinge, dass seine fundamentale Voraussetzung, eben das Wachsthum, sich bestätigte. Nach der Widerlegung der letzteren kann das His'sche Grundgesetz nicht einmal den Anspruch erheben, ein genauer Ausdruck der Beobachtung zu sein: eine bei dem jetzigen Stande der Wissenschaft verunglückte Wiederholung der v. Baer'schen Reflexionen, verliert es jeden empirischen und theoretischen Werth.

Wenn nun die morphologische Entwickelung durch das Wachsthumsgesetz nichts weniger als erklärt wird, so tritt dafür um so unzweideutiger ein anderes Erklärungsmoment hervor, der Einfluss des physiologischen Endzweckes. Dass eine solche Annahme neben den so häufig in den Vordergrund gestellten Versuchen einer rein mechanischen Begründung Platz findet, ist kein Zeugniss für eine klare Auffassung der zu lösenden Probleme; um so weniger, als His in der Erörterung der histiologischen Sonderung denselben Widerspruch noch in einer anderen Form sich aneignet. Diese Sonderung wird nur im Nebenkeime (Bindesubstanzen, Blutgefässe) von der morphologischen Entwickelung mechanisch abhängig gemacht.* Für die Gewebe des Hauptkeims wird dagegen eine ganze Reihe verschiedener Beziehungen ihrer Entwickelung aufgeführt (s. oben), wobei allerdings der gänzliche Mangel histiogenetischer Untersuchungen in einem merkwürdigen Gegensatze zu der Sicherheit der Aussprüche steht. Will man zunächst in dem kühnen Satze vom Zusammenhange der Histiogenese mit der Wachsthumsgeschwindigkeit einen Hinweis auf eine empirische Erklärung erkennen, wobei aber His dennoch von einem Kausalnexus zwischen histio-

* Die Vorstellung, dass die Bindesubstanzzellen des mütterlichen Organismus im Eie zu indifferenten Dotterzellen werden, im Embryo wieder zu Bindesubstanzzellen u. s. f., also ein gewissermassen unsterbliches Leben in einem beständigen Wechsel von „Rückschlag“ und Fortentwickelung führen, dürfte in diesen Konsequenzen nicht geeignet erscheinen, eine ernstliche Prüfung anzuregen.

logischer und morphologischer Entwickelung nichts wissen will,* so werden wir durch die Behauptung von der Uebereinstimmung der Hauptgewebe mit ebenso vielen gesonderten morphologischen Anlagen, nämlich den Keimschichten, zu der weiteren Behauptung hinübergeführt, dass die Umbildung jeder einzelnen archiblastischen Zelle schon vor dem Beginn der Entwickelung im Zeugungsakte scharf bestimmt sei! Wir hätten also eine geheimnissvolle Prädestination in der Gewebsbildung so gut wie in der morphologischen Entwickelung; und da sie in beiden Richtungen mit der von His konstruirten Keimschichtung zusammenfällt, so darf man annehmen, dass ihm selbst eine Einheit wenigstens des übersinnlichen Princips, des so zu sagen ursächlichen Endzwecks, vorgeschwebt habe. Andernfalls würde die Dualität desselben ganz auffallend an Reichert's bezügliche Darstellung erinnern. — Bei solchen Ergebnissen muss man darauf verzichten, in der His'schen Entwickelungsgeschichte irgend eine einheitliche Auffassung zu finden; und daher konstatire ich bloss, dass darin von einer bestimmten Vorstellung über das Verhältniss der morphologischen und der histiologischen Sonderung zur Gesammtentwickelung und zu einander nichts zu entdecken ist.

Aus der voranstehenden Kritik der verschiedenen Entwickelungspläne lässt sich entnehmen, wie wenig man bisher geneigt war, einen innigen Kausalzusammenhang zwischen histiologischer und morphologischer Entwickelung anzuneh-

* In diesen Angaben von His häufen sich Widerspruch und Unklarheit ganz besonders an. Hinsichtlich des eben genannten Satzes folgert His so (S. 195): „Im Kopftheil des Keims waltet die Masse des Nervenblastems beträchtlich vor über die Masse der übrigen Blasteme". „Im Rumpf- und Schwanztheil des Keimes dagegen nimmt die absolute und relative Menge des Nervenblastems ab, diejenigen der Muskelblasteme zu". „Fassen wir das Hauptergebniss des obigen Befundes zusammen, so ergiebt sich, dass das Nervenblastem in denjenigen Abschnitten der Keimscheibe sich bildet, welche beim Beginn der Entwickelung die grösste Wachsthumsgeschwindigkeit besitzen, während das Muskelblastem in den Abschnitten mittlerer, und das Epithelialgewebe in denjenigen geringerer Wachsthumsgeschwindigkeit entsteht". Es erhellt, dass dieser Schluss und das daraus abgeleitete Gesetz vom Zusammenhange der physiologischen Dignität eines Gewebes mit der Wachsthumsgeschwindigkeit (s. oben) sich nur auf den Kopf beziehen können, im Rumpfe aber gerade umgekehrt lauten müssten, was zum Ergebniss hätte, dass dieselben Gewebe im Kopfe und Rumpfe einen verschiedenen physiologischen Werth hätten! — Wenn ferner jener Zusammenhang keine „Erklärung" der betreffenden Histiogenese enthalten soll, auf derselben Seite aber dennoch zu den „Erklärungsmomenten" gerechnet wird (S. 197); wenn endlich das Wachsthum der Keimschichten als Ausdruck morphologischer Vorgänge die gewebliche Entwickelung, wie eben bemerkt, wesentlich „beeinflussen" (S. 200), trotzdem aber der morphologischen Gliederung, worunter auch die Keimschichtung verstanden ist (S. 195), „kein entscheidender Einfluss" auf die histiologische Entwickelung zukommen soll, so darf eine solche Darstellung auf Ueberzeugungskraft keinen Anspruch erheben.

men, die Ursachen der ersteren gerade in dernatürlichsten Weise in dengreifbar vorliegenden lokalen Beziehungen zu suchen. Den Grund dafür glaube ich darin zu erkennen, dass man, einem sehr verbreiteten Irrthum folgend, Kausalgesetz und Erscheinung nicht gehörig unterschied und die Identität des ersteren mit einer Einheit der Erscheinungen verwechselte. Dieser Irrthum hatte schon die Auffassung der morphologischen Entwickelung geschädigt, indem das Gemeinsame in den gesonderten Organen, ihr physiologischer Zweck, ihr animaler oder vegetativer Charakter, nicht nur auf die gleichen Ursachen bezogen, sondern auch gleich für den gemeinsamen Ursprung verantwortlich gemacht wurde. Ebenso glaubte man ferner die Einheit der histiologischen Entwickelung nur in der Vereinigung aller gleichen Gewebstheile in je einer besonderen Anlage voraussetzen zu müssen, ohne sich dessen klar bewusst zu werden, dass man dadurch theoretisch morphologische und histiologische Anlagen, Organe und Gewebe vollkommen schied, was wiederum mit der einfachsten Erfahrung nicht im Einklange stand. Daher beruht auch die am häufigsten wiederkehrende Vorstellung, dass die Keimblätter sowohl für die Organe wie für die Gewebe eine besondere einheitliche Bedeutung hätten, auf einer Täuschung, welche nur durch ungenaue Beobachtung und oberflächliche Ueberlegung sich aufrechterhalten liess. Ich habe bisher aus den betreffenden Arbeiten selbst theils jenen Widerspruch aufzudecken, theils nachzuweisen gesucht, wie er nur durch die Annahme unklarer übernatürlicher Eingriffe verdeckt werden konnte. Jetzt werde ich durch eine Zusammenstellung einiger entscheidender Thatsachen, wie sie sich aus meinen Untersuchungen ergeben, ausführen, wie gründlich jene irrigen Voraussetzungen durch die einfache Beobachtung widerlegt werden.

Zählen wir bloss die histiologischen Leistungen der einzelnen Keimblätter auf, so schwindet schon von vorn herein jede Aussicht, jedes von ihnen auch nur in dem Umfange, wie es noch Remak möglich war, durch einige besondere Gewebsformen zu charakterisiren. Gehen wir vom Darmblatte aus, dessen Leistungen jener Forscher noch auf die epitheliale Form beschränken konnte, so finden wir neben dieser noch die endotheliale Auskleidung des Herzens (vgl. Abschnitt X) und die Erzeugnisse des Axenstranges und des Schwanzdarms, welche wenigstens theilweise mit grosser Wahrscheinlichkeit auf endotheliale Lymphgefässwände bezogen werden können. Des weiteren bezeichnet aber die „epitheliale Form“ nur eine sehr allgemeine äussere Gleichartigkeit der betreffenden Gewebe. Denn zwischen dem Leberparenchym, dem Lungenepithel und etwa den Geschmackszellen, welche letzteren mit dem Ueberzug des ganzen

Mundhöhlenbodens vom Darmblatte abstammen (S. 332. 335), dürfte der Unterschied gerade so gross sein wie etwa zwischen den Nerven- und Knorpelzellen des Bildungsgewebes. Denn wenn man die einzige wirkliche Gemeinschaft der erstgenannten Bildungen, nämlich ihre Zusammensetzung aus primären Zellen hervorhebt, so hat man kein Recht, die entsprechende Aehnlichkeit in jenen sekundären Zellen des Bildungsgewebes geringer anzuschlagen. Ferner ist die epitheliale Gewebsform innerhalb des mittleren Keimblattes in der Auskleidung der Nieren und Geschlechtsorgane und der grossen serösen Höhlen, innerhalb des oberen Keimblattes in der ganzen Oberhaut, dem Epithel der Nasen- und Mundhöhle so reichlich vertreten, dass auch von einer relativen Beschränkung dieser Gewebsform auf das Darmblatt abgesehen werden muss. Noch auffallender offenbart sich die Ungleichartigkeit der Gewebsbildung in den beiden andern Keimblättern. Im oberen bildet der centrale Theil (Axenplatte) nicht nur die Nervenmasse, sondern auch die Bindesubstanz des Hirns und Rückenmarks nebst der Epithelbekleidung der Adergeflechte, also ganz verschiedene Gewebe innerhalb einer einheitlich bleibenden Anlage; eine Abgliederung dieses centralen Theils, die Sinnesplatte, erfährt in der Riechschleimhaut, der Netzhaut mit dem Sehnerven und der Auskleidung des Gehörorgans ebenfalls eine wechselnde gewebliche Umbildung. Die peripherischen Abschnitte des oberen Keimblattes endlich liefern neben den oberhäutigen Bildungen (Oberhaut, Drüsen, Schleimhaut der Mundhöhle) noch die Linse und das ganze System der Seitennerven mit den Seitenorganen. Alle diese Bildungen sind nun aber nicht im geringsten eine ausschliessliche Eigenthümlichkeit des oberen Keimblattes; abgesehen von den schon erwähnten Epithelien bildet das mittlere Keimblatt ebenso wie das Darmblatt (Geschmacksorgan) eine Art von Sinnesorganen, nämlich die sogenannten Tastkörperchen, und ferner eine ganze Reihe von diskreten Nervencentren, die Ganglien. Es ist daher nur eine Gewebsform, die Muskeln, auf ein Keimblatt, nämlich das mittlere beschränkt, während alle übrigen Gewebe auf zwei oder alle drei Blätter vertheilt sind, und zwar nicht in einheitlichen Anlagen, von denen aus ihre Bildungszellen dem „Endzwecke" gemäss zu den entferntesten Organen auswandern müssten (His), sondern in rein lokaler Anordnung. Diese Auffassung wird durch die Thatsache der wandernden Bildungszellen nicht beeinträchtigt; denn einmal dienen sie nur zur Ergänzung schon bestehender Anlagen, und ferner stellen sie kein besonderes einzelnes Gewebe dar, sondern bleiben bis zur Zeit ihrer lokalen Niederlassung völlig indifferent, um erst dann je nach den vorge-

fundenen Bildungsbedingungen in Nerven, Muskeln, Bindesubstanz oder epitheliale Bildungen überzugehen.

Eine genaue Beobachtung widerlegt aber nicht nur vollständig die specifische Bedeutung der Keimblätter und -schichten für die Gewebsbildung, sondern erweist auch die rein lokale Begründung ihrer Verschiedenheit durch die morphologische Entwickelung. Die aktiven oder Bewegungsursachen der Histiogenese sind natürlich die in jeder Embryonalzelle sich entwickelnden, anfangs überall gleichen physiologischen Vorgänge, deren Massenwirkungen zuerst in der schon geschilderten morphologischen Entwickelung zu Tage treten, in der Folge aber sich in die einzelnen histiologischen Erscheinungen auflösen. Die Bedingungsursachen dagegen, welche jenen Bewegungen Form und Ziel vorschreiben und dadurch eben allein die histiologischen Unterschiede begründen, sind nun, wie ich aus einer Vergleichung der Beobachtungen glaube entnehmen zu können, in den örtlich verschiedenen, von der vorausgegangenen morphologischen Entwickelung gesetzten Formbedingungen zu suchen, d. h. in der Summe von Lagebeziehungen der ganzen Anlagen und ihrer Elemente, wozu die äussere Form, Grösse, Umgebung der ersteren und das besondere Gefüge der letzteren gehören. — Im Anfange der Entwickelung sind die Embryonal- und Dotterzellen nach Inhalt und Zusammensetzung und selbst in der indifferenten rundlichen Gestalt einander vollständig gleich; aber schon die ersten Abweichungen, welche die Gestalt betreffen, werden von der morphologischen Entwickelung herbeigeführt, indem diese einige Zellenmassen in epitheliale Schichten zusammendrängt, andere in lockerem Gefüge lässt oder zu Netzen auseinander zieht. Der Beginn der inneren histiologischen Veränderung ist ebenfalls in allen Zellen gleichartig, da er von der vorausgehenden Auflösung der Dottersubstanz abhängig ist, welche überdies in den verschiedensten Gewebsanlagen von der Erscheinung der von mir so genannten Umbildungskugeln begleitet ist. Da diese Einleitung der Histiogenese nicht gleichzeitig in allen Anlagen, für die einzelnen aber stets in ganz bestimmten Zeitpunkten, also auch bei ganz bestimmten morphologischen Zuständen eintritt, so dürfte der wesentliche Einfluss der letzteren schon im Beginne der Gewebsbildung nicht zu verkennen sein. In einzelnen Fällen, wie bei der ersten Gefässentwickelung und der Umbildung der Wirbelsaite können wir sogar diesen Einfluss näher bestimmen. Im ersteren Falle ist jedenfalls die Herstellung des Bildungsgewebes als der nothwendigen Voraussetzung der Gefässbildung, obwohl dabei gewisse morphologische Anlagen aufgelöst werden, vollständig ab-

hängig von einem bestimmten Fortschritte der ganzen morphologischen Entwickelung (S. 492 u. flg.); und ebenso erscheint die Umbildung der Wirbelsaite als eine Folge eines allgemeinen morphologischen Vorgangs, nämlich der Verlängerung der dorsalen Anlagen (S. 356). Noch offenbarer wird der Einfluss der morphologischen Entwickelung, genauer gesagt der von ihr gesetzten Formbedingungen im weiteren Verlaufe der Histiogenese. So finden wir zunächst, dass das Mass der Veränderung in der zusammenhängenden morphologischen und histiologischen Entwickelung, soweit wir beurtheilen können, sich völlig gleich bleibt, d. h. geringere oder grössere morphologische Sonderung bedingt auch geringere oder grössere histiologische Differenzirung. Solange das obere Keimblatt morphologisch indifferent erscheint, lässt sich auch an seinen Zellen kein Unterschied wahrnehmen. In der sich absondernden Axenplatte nehmen sie bereits eine andere Gestalt und Lagerung an als in den peripherischen Theilen, um nach der Abschnürung der Cerebromedullarröhre einen völlig heterogenen Entwickelungsgang einzuschlagen. Aber gerade dieses Beispiel mahnt uns, die wirkenden Formbedinguugen nicht ohne weiteres mit der äusseren Formerscheinung zu verwechseln; denn die letztere ist bei der Entwickelung des Centralnervenorgans der Knochenfische eine andere als bei derjenigen anderer Wirbelthiere, und nicht immer ist es möglich, die Gleichheit der dabei wirksamen Ursachen und somit der Formbedingungen der bereits eingeleiteten Histiogenese dennoch so wahrscheinlich zu machen, wie in diesem Falle (vgl. S. 185—187). Zum Beweise, wie eng sich die histiologische Differenzirung an die morphologische Sonderung anschliesst, sei hier an die Knickung der Hirnaxe und die ihr parallel laufende Biegung der weissen Markfaserstränge erinnert. Dagegen zeigen wiederum die Schicksale der Sinnesplatte, dass dieselbe Anlage unter wesentlich veränderten Formverhältnissen ihrer einzelnen Abschnitte auch einer wesentlich divergirenden geweblichen Umbildung unterliegt: die Fortsetzung jener Platte im Rumpfe (hinterer Rückenmarksstrang) entbehrt eine morphologische Scheidung vom Rückenmarke und daher auch eine besondere Histiogenese, während die dreitheilige Sinnesplatte des Kopftheils mit ihrer Absonderung vom Hirne auch die abweichende gewebliche Umbildung erwirbt. Und noch einmal tritt uns in diesem engeren Kreise verwandter Bildungen ein Beispiel entgegen, wie die unvollkommene Beobachtung des morphologischen Zusammenhangs auch gleich das Verständniss der histiogenetischen Beziehungen trübt; denn den früheren Embryologen erschienen die homologen Sinnesanlagen in der Nasengrube, der Linse und dem Gehörbläschen, welche

vom physiologischen Endzwecke geleitet, aus dem scheinbar gleichartigen Hornblatte hervorwuchsen, während in der That die Augenblase an die Stelle der Linse zu treten hat, und alsdann die drei Anlagen der empfindenden Sinnesapparate eine gewisse histiologische und physiologische Verwandtschaft unter sich schon in der gemeinsamen morphologischen Anlage offenbaren, welche nicht weniger von der Stirnplatte als von der Oberhautanlage sich absondert. Wie aber die Linse aus einer nachträglichen mechanischen Anpassung an die Augenblase hervorgeht, habe ich in einem früheren Abschnitt erörtert (S. 326), damit aber auch erklärt, warum dieses Organ auch geweblich der Oberhaut näher steht als den empfindenden Sinnestheilen. Die Oberhaut endlich erfährt die geringsten morphologischen Umänderungen und daher auch die am wenigsten wesentliche gewebliche Differenzirung: alle ihre Bildungen bewahren mehr oder weniger den epithelialen Charakter, und dadurch nähert sie sich eben dem Darmblatte, welches zum weitaus grössten Theile ebenfalls in epitheliale Bildungen übergeht. Desshalb wurde schon Remak, wie wir sahen, zu einem eigenthümlichen Vergleiche beider Keimblätter veranlasst, wobei die histiologische Uebereinstimmung mit den verschiedenen physiologischen Zwecken in Widerstreit gerieth. His verlegte sogar alle echten Epithelien in seine beiden Grenzblätter. Dass aber die Epithelbildung ihnen nicht ausschliesslich eigenthümlich ist, habe ich schon gezeigt; und es kommt hier nur darauf an zu erweisen, dass sie überhaupt nicht aus ursprünglichen Eigenthümlichkeiten der Keimblätter, sondern aus bestimmten, erst durch die ganze morphologische Entwickelung örtlich zusammengeführten Formbedingungen hervorgeht. Wenn ich die Epithelbildung für eine nothwendige Folge einer Lagebeziehung, nämlich der freien Oberfläche erkläre, wie es schon Remak vorschwebte, so mag dies Manchem selbstverständlich erscheinen; dagegen muss ich aber bemerken, dass alsdann bisher wenigstens die selbstverständlichen Schlüsse daraus nicht abgeleitet wurden, auf die es hier allein ankommt. Die Oberfläche des ursprünglichen indifferenten Keimblattes bedingt nicht ohne weiteres seine Umbildung in ein epitheliales Gewebe, sondern diese tritt nur dort ein, wo die mit jener Lagebeziehung der freien Oberfläche verbundenen besonderen Formbedingungen bis zum Beginn der betreffenden Gewebsbildung erhalten bleiben oder, wenn sie anfangs nicht vorhanden waren, sich im Verlaufe der morphologischen Entwickelung zusammenfinden; und ferner betrifft diese Bildung gar nicht durchweg die ganze Mächtigkeit des zu Grunde liegenden Keimblattes, sondern reicht nur so weit, als jene Formbedingungen wirken. Desshalb sehen wir die

Axenplatte, welche anfangs von den peripherischen Theilen des Keimblattes kaum verschieden ist, durch ihre morphologische Umbildung die Fähigkeit zur Epithelbildung grösstentheils verlieren, und der Hirnanhang hat mit einer solchen nichts mehr gemein. Anderseits hindert die Epithelbildung die tieferen Theile nicht, sich an gewissen Stellen histiologisch vollkommen abzusondern, wofür ich besonders das aus der Oberhautanlage abstammende Seitennervensystem anführe. Doch wird meine Erklärung namentlich durch die Entwickelung des mittleren Keimblattes unterstützt. Die Seitenplatten liefern die Epithelien der serösen Höhlen, der Harn- und Geschlechtsorgane auf demselben histiogenetischen Wege wie das obere Keimblatt die Oberhaut, aber nach einer ganz anderen vorausgehenden morphologischen Entwickelung. Sie sind anfangs weder hautartig noch im Besitz einer freien Oberfläche; beides entsteht erst im Verlaufe der morphologischen Entwickelung, nach der Spaltung der Seitenplatten, welche aber alsdann nicht vollständig in ein Epithel übergehen, sondern im Rumpfe aus ihren tieferen Elementen interstitielles Bildungsgewebe (Gefässe, Nerven, Bindegewebe und Muskeln des Darmkanals, des Herzens u. s. w.) erzeugen, im Kopfe dagegen (Zungenbein-, Kiemenbögen) in Folge einer nachträglichen Verwachsung der freien Oberflächen die Fähigkeit zur Epithelbildung vollständig einbüssen. Nach solchen Erfahrungen werden wir der Thatsache, dass das Darmblatt entsprechend seiner ursprünglichen Formbildung ganz überwiegend in oberhäutige Gebilde übergeht, keine besondere Bedeutung mehr zuschreiben wollen; es ist vielmehr das mittlere Keimblatt kaum weniger als das obere, darin dem Darmblatte verglichene, ein Epithelblatt zu nennen, und die Epithelbildungen aller drei Blätter stellen sich als Wirkungen der in ihren unmittelbaren morphologischen Grundlagen vereinigten Formbedingungen dar, ganz ohne Rücksicht darauf, ob die letzteren bereits in den indifferenten Keimblättern theilweise vorgebildet waren, oder erst während der morphologischen Entwickelung neu entstanden. Auch der letzte Einwand, dass diese Epithelien nur äusserlich gleichartig, funktionell aber ganz verschieden seien, ist hinfällig; wenn wir beim Vergleich der Funktionen naturgemäss eine gewisse Grenze der Aehnlichkeit nicht überschreiten dürfen, so kann ich eine Grundverschiedenheit jener drei Epithelformen nicht einsehen. Die sensorielle Bedeutung der Oberhaut müssen wir jetzt, wo die besonderen Anlagen der drei höheren Sinnesorgane (Sinnesplatte) nicht mehr mit derselben zusammengeworfen werden können, auf eine untergeordnete Beziehung zu den empfindenden Sinnesaparaten (Linse, äusserer Gehörgang, Ueberzug der Tastnervenendigungen) und ebenso

untergeordnete eigentliche Sinnesbildungen (Seitenorgane) beschränken. Und gerade ebenso verhalten sich die Epithelien der anderen Keimblätter zur Bildung eigener Sinnesorgane (Zunge) oder zu ausser ihnen befindlichen Empfindungsapparaten, wie das Darmblatt am ganzen Mundhöhlenboden, die Epithelien des mittleren Keimblattes im Gekröse und der Scheide zu den KRAUSE'schen und VATER'schen Körperchen. Gegenüber jener beschränkten sensoriellen Bedeutung der Oberhaut erscheint ihre perspiratorische und überhaupt absondernde Thätigkeit von weit grösserer Bedeutung; und wenn gewissen Wirbelthieren auch eine Aufsaugung aus dem umgebenden Medium durch die Oberhaut nicht fehlt, so stehe ich nicht an, sie in funktioneller Beziehung den Epithelbildungen des Darmblattes und der Seitenplatten im allgemeinen gleichzustellen.

Prüfen wir jetzt den behaupteten Kausalzusammenhang der histiologischen und morphologischen Entwickelung von einer anderen Seite, an der Bildung homologer Theile, zunächst der Gegen- und Folgestücke. Die sie bedingende Gliederung vollzieht sich an den Wirbelthierembryonen zuerst und selbstständig im mittleren Keimblatte; die daraus hervorgehenden Segmente bieten als Folgestücke grösstentheils völlig gleiche, als Gegenstücke durchweg symmetrisch gleiche Formbedingungen, und ihre gewebliche Umbildung folgt durchaus dieser Anordnung. Als Folgestücke gewähren sie aber gleichsam noch eine Gegenprobe. Ihre Formbedingungen verändern sich nämlich beim Uebergange aus dem Rumpfe in den Kopf; und zwar schwächt sich die morphologische Gliederung der inneren Segmente bis zum Vorderkopfe ab, wogegen diejenige der äusseren Segmente in derselben Richtung an Intensität zunimmt. In Uebereinstimmung damit fällt und steigt auch die histiologische Differenzirung: den inneren Segmenten entfällt schon vor dem ersten Wirbel die Nervenanlage, um erst am zweiten Kopfsegmente, aber dort ohne eine zugehörige Muskelbildung wiederzuerscheinen (vgl. Abschnitt IX); die äusseren Segmente, im Schwanze morphologisch alsbald aufgelöst und nur in interstitielles Bildungsgewebe verwandelt, erhalten sich im Rumpfe in blattförmiger Anlage, welche entsprechende Muskelschichten liefert, während ihre mächtigere Entwickelung im Kopfe neben zusammengesetzten Muskelmassen selbstständige Nervenanlagen und Skelettheile hervorruft. Wir lernen daraus, dass ursprünglich gleiche morphologische Anlagen durchaus nicht den gleichen Entwickelungsverlauf nothwendig involviren, indem nachträgliche Formveränderungen derselben, welche von der Anpassung an die umgebenden Anlagen, also von äusseren Formbedingungen abhängen, ebenfalls nachträgliche Veränderungen der histiologisch-physiologischen Ergebnisse zur

unausbleiblichen Folge haben. Wir können ferner diese Betrachtung verallgemeinern und von den Folgestücken ausgehend, welche so offenbar durch eine allmählich sich steigernde Divergenz ihrer anfangs relativ gleichen Formbedingungen zu verschiedenen Zielen geführt werden, für jede einzelne morphologische Grundlage eines Organs oder Gewebes behaupten, dass, was wir ihre besonderen Formbedingungen nennen, nicht eine ihr innewohnende und ursprünglich an sie gebundene Eigenthümlichkeit ist, sondern sich erst allmählich im Gefolge der ganzen morphologischen Entwickelung im Wirkungskreise der einzelnen Anlage, theils an ihr selbst, theils in ihren Beziehungen nach aussen ansammelt. Desshalb ist auch der Werth des Komplexes von Formbedingungen, welche an eine Anlage geknüpft sind, ein während ihrer eigenen Ausbildung wechselnder und gewinnt erst im Beginne der daraus hervorgehenden Gewebsbildung die volle Bedeutung einer sie mit Nothwendigkeit hervorrufenden Grundlage. Da nun nach allen Beobachtungen, wie ich noch näher ausführen werde, der Anfang der Histiogenese im allgemeinen das Ende der betreffenden morphologischen Entwickelung bezeichnet, so liegt die Bedeutung der letzteren für das physiologische Endresultat nur in ihrem eigenen Endziel, nicht in den wechselnden Fähigkeiten früherer Zustände. Ueber diesen Wechsel können wir uns aber nicht nur aus dem eben besprochenen Beispiele der verschieden umgebildeten homologen Folgestücke eine Vorstellung machen, sondern vielleicht noch besser aus dem Vergleich einer verschiedenen Entwickelung identischer Theile. Ein solcher Vergleich lässt sich natürlich nur an verschiedenen Thieren anstellen, bietet sich aber im Bereich der Wirbelthiere häufig genug dar in den sogenannten rudimentären oder rückgebildeten Organen. Es erhellt, dass diese Rückbildung sich von derjenigen einzelner Folgestücke desselben Thieres nicht unterscheidet; ich erwähne sie nur, weil sie stets eine besondere Aufmerksamkeit auf sich zog. Wenn die gleichen morphologischen Anlagen der Kiemen bei dem einen Thiere zu einem bestimmten physiologischen Endresultat führen, bei dem andern schon vor einer besonderen histiologischen Entwickelung atrophiren und verschwinden, so müssen wir im letzteren Falle offenbar die abweichenden Anpassungsbeziehungen zum übrigen embryonalen Körperbau anschuldigen, die in den ursprünglichen morphologischen Anlagen gelegenen Fähigkeiten unterdrückt zu haben, und daher gestehen, dass dieselben, mögen wir sie nun auf ein Keimblatt oder ein Gliederungsprodukt desselben beziehen, ein bestimmtes Ziel nicht nothwendig involviren. Dies wird an dem gewählten Beispiele dadurch noch besonders gut illustrirt, dass selbst das er-

reichte physiologische Endresultat unbeständig, schon in der Entwickelungszeit vergänglich sein kann, wie bei den meisten Batrachiern; wobei die Vertheidiger des vorherbestimmten Ziels in Verlegenheit gerathen müssen, ob es für die Kiemenbögen in dem zeitweilig bestehenden Kiemenapparate oder in den spärlichen Schlundmuskeln und -nerven zu suchen sei, welche zuletzt für das vollkommene Leben übrig bleiben. — Von nicht geringerem Gewicht für meine Ansicht ist die von mir als Gaumenleisten noch zu beschreibende Larvenbildung, welche sich füglich mit den Anlagen des Gaumens der Amnioten vergleichen lässt (*vgl. Abschnitt IX, Taf. XVIII, Fig. 329. 332*). Bei den Batrachiern, wo dieses Organ in der ganzen Wirbelthierreihe zuerst auftritt, geht es über den Zustand der getrennten seitlichen Leisten, den wir bei den Amnioten als Anlage bezeichnen, nicht hinaus, ist zudem sehr vergänglich und daher gewiss von geringer Bedeutung für den ganzen Organismus. Man darf also behaupten, dass hier das umgekehrte Verhältniss wie bei den Kiemen vorliege, nämlich nicht eine in der Entwickelungsreihe eines Typus fortschreitende Rückbildung, sondern eine in derselben Richtung sich allmählich steigernde Ausbildung eines Organs, wobei der Grad der letzteren und daher die physiologische Bedeutung offenbar nicht von der relativ gleichen Anlage, sondern vielmehr von der während der Entwickelung wechselnden Korrelation der Theile abhängt. — Es beweisen also die verschieden entwickelten Folgestücke, die rudimentären Anlagen und die provisorischen Larvenorgane, dass das thatsächliche Endziel und die Bedeutung für den fertigen Organismus in durchaus homologen und ursprünglich gleichen Anlagen sehr verschieden sein können, dass also das jeweilige Endresultat nicht von der einzelnen ursprünglichen Anlage, sondern von der schliesslichen Zusammensetzung ihrer inneren und äusseren Formbedingungen abzuleiten sei, welche erst durch den Gesammtverlauf der morphologischen Entwickelung und daher auch bei gleichen Anlagen unter Umständen in ganz verschiedener Weise zusammengeführt werden.

Ich kann mich aber nicht enthalten, zur Beleuchtung des Gesagten noch auf eine grosse Reihe von Bildungen hinzuweisen, welche den Mangel einer ursprünglichen Bestimmung vielleicht am klarsten offenbaren. Ich meine die dem interstitiellen Bildungsgewebe entstammenden und insbesondere die sekundär-morphologischen Gebilde. Sie entbehren insgesammt morphologische Anlagen und entstehen aus einem ganz indifferenten und ungeformten Bildungsmaterial, welches durch äussere Umstände von verschiedenen Seiten her an gewissen Stellen zusammengeführt wird, um dann morphologisch sich der Um-

gebung anzupassen und in seiner weiteren histiologischen Umbildung dieselbe Abhängigkeit von den lokalen Formbedingungen zu bethätigen, wie ich sie eben an den primär-morphologischen Anlagen nachzuweisen suchte. Angesichts einer solchen Entwickelung ist die Ansicht natürlich ganz unhaltbar, dass die Bildungsursachen auch vor ihrem schliesslichen Zusammenwirken in der betreffenden Gewebsentwickelung beständig in irgend einer Anlage vereinigt seien und daher derselben einen bestimmten Entwickelungsverlauf vorschrieben. Sucht man diese Ursachen genau zu verfolgen, so verzweigen sie sich gleichsam in dem ganzen morphologischen Aufbau; und schon zur Erklärung einer einzigen Wirbeanlage hat man die Bildung des Blutes, der Gefässe und überhaupt des Bildungsgewebes, ferner die formalen und funktionellen Beziehungen der dorsalen Hauptanlagen (Centralnervenorgan, Wirbelsaite, Rückenmuskeln und Spinalnerven), endlich den Einfluss der Muskelwirkung auf die in der Entwickelung begriffenen Skelettheile in ursächlichen Zusammenhang zu bringen.

Alle vorstehenden Beobachtungen und Betrachtungen sollten meiner Ansicht nach Jeden überzeugen, dass die Gewebsentwickelung und die sich weiter daraus ergebenden physiologischen Folgen für das Leben des ganzen Individuums ihre Ursachen nothwendig und ausschliesslich in ihren unmittelbaren morphologischen Grundlagen finden, oder mit andern Worten — damit nicht selbstverständlich erscheine, was bisher dafür nicht gegolten —, dass die Gewebsentwickelung nirgends in einem besonderen Bildungsmaterial, seien es Embryonalanlagen oder einzelne Bildungszellen, ursächlich vorherbestimmt, sondern ein Ergebniss der Gesammtentwickelung des Individuums ist, welche von einem formal und funktionell durchaus einfachen und einheitlichen Anfange aus sich in ein immer mannigfaltigeres zusammenhängendes Gefüge gliedert, worin jeder Einzeltheil nur in dem Zusammenwirken vieler anderen bedingt, seinerseits wieder wesentlich in die Bildung und den Bestand anderer eingreift. — Ich habe dieses Entwickelungsleben in der morphologischen Entwickelung aufzudecken gesucht; da jedoch die histiologisch-physiologische Ausbildung der Einzeltheile nur den endlichen Ausfluss der morphologischen Entwickelung darstellt, so ist auch die erstere demselben Gesetze unterworfen. Ich habe ferner nicht nur für die ganze morphologische Entwickelung, sondern auch für die Einleitung der Gewebsbildung die mechanischen Formbedingungen mit Recht stets in den Vordergrund gestellt; denn die eigentliche Triebkraft der Entwickelung, welche wir in den Lebensherden der einzelnen Elemente zu suchen haben, wirkt in den bezeich-

neten Perioden in völlig gleichartiger, ebenfalls mechanischer Weise durch die Theilungsbewegungen, sodass das eigentliche Motiv jeder Sonderung gerade in jenen beständig wechselnden, sich gliedernden Formbedingungen zu suchen ist. Es erscheint daher geboten, auf das Wesen und den Ursprung dieser Formbedingungen näher einzugehen, als es bisher geschehen ist.

Es ergibt sich aus der früheren Darstellung der morphologischen Entwickelung (S. 31—35. 77—105. 139. 241—252), dass für den Beginn und weiteren Verlauf derselben zwei ursächliche Momente auseinanderzuhalten sind: die von dem besonderen Stoff abhängigen Beziehungen zum umgebenden Medium und die Umstände, welche dieselben in eine gesetzliche Form überführen. Der Ursprung der ersteren liegt also in den sämmtlichen physikalischen und chemischen Eigenschaften der Dottersubstanz. Wie wenig aber dieselben für sich allein genügen, um die Entwickelung hervorzurufen, geht aus der Beobachtung des nicht befruchteten Eies hervor, welches gewöhnlich ganz ohne Ansatz der Dottertheilung abstirbt, nicht weil die Wechselwirkung zwischen Dotter und Wasser ausbleibt oder in ihrem Wesen abändert, sondern weil die bestimmte Regelung derselben fehlt (S. 83—85); und selbst wenn in den selteneren Fällen ein unbefruchtetes Ei sich zu entwickeln anfängt, so geht es doch an der Unregelmässigkeit der Dottertheilung und ihren Folgen zu Grunde (S. 49). Es ist also die bestimmte Zusammensetzung der Dottersubstanz die erste nothwendige Voraussetzung für den Beginn der Entwickelung, indem die darin begründete Wechselwirkung mit dem umgebenden Medium die Bewegungen und Veränderungen des Stoffes erzeugt, welche ich die aktiven Entwickelungsursachen oder die Elementaraktionen nenne. Aber erst die Summe der Bedingungen, welche zunächst weder den Stoff noch jene seine Wechselwirkung ihrem Wesen nach verändern, dagegen das Mass und die Anordnung, dadurch aber die Leistung derselben bestimmen, ruft die Entwickelung thatsächlich hervor. Diese Bedingungen habe ich, da sie sich nicht auf die stofflichen Veränderungen an sich beziehen, als Formbedingungen, ihre Gesammtwirkung als Formgesetz der Entwickelung bezeichnet. Dieses Formgesetz sehen wir schon im Verlaufe der morphologischen Entwickelung oder der Embryonalperiode im werdenden Organismus selbst enthalten, und daraus entsprang der Irrthum, dass man desshalb auch den Ursprung des Formgesetzes oder, wie man zu sagen pflegt, der „Organisation“ in den sichtbaren Ausgangspunkt der Entwickelung, in die Dottermasse selbst verlegte, sodass die ganze Entwickelungsfähigkeit mit der stofflichen Zusammensetzung derselben zusammen-

fiele. Die Beobachtung gestattet uns aber einen solchen Schluss nicht. Die Formbedingungen beziehen sich einmal auf die Herstellung der radiären Diffusion in der Dotterkugel und zweitens auf die bestimmte formale Differenz derselben gleich im Anfange ihrer Entstehung. Jene Diffusion ist eine Folge der Kugelgestalt des Dotters und der Verdichtung seiner Rindenschicht, diese sind aber, wie ich früher auseinandersetzte (S. 83 u. flg.), auf Wirkungen der Eihüllen zu beziehen, welche jedoch zum Theil erst ausserhalb des Eierstocks dem Eie angefügt werden (Gallerthülle), am Eierstocksei aber (Dotterhaut) ganz allgemein unmittelbar von der Follikelthätigkeit abgeleitet werden. Die ursprüngliche und wie aus meiner Darstellung der Dottertheilung hervorgeht so bedeutsame formale Differenz in den radiären Diffusionsströmen ist nun allerdings in der Entwickelung des Eies selbst, aber doch nicht stofflich begründet. Denn zur Erklärung der excentrischen Lage des ersten Lebenskeims weiss ich für das Batrachierei nichts anderes anzuführen als die nachträgliche Verschiebung des centralen Sammelpunktes der Diffusion oder des Dotterkerns in Folge seines abnehmenden Gewichts; die Lage des Keimbläschens stimmt mit derjenigen des Dotterkerns nicht überein (S. 52. 53), kann also auch in diesem Falle nicht herangezogen werden. Allerdings erscheint eine solche Uebereinstimmung bei den meroblastischen Eiern, indem, wie es namentlich Oellacher für das Hühner- und Forellenei nachwies*), die Austrittsstelle des Keimbläschens den späteren Keim, also auch den Theilungspol bezeichnet. Bei solchen Eiern mag die ausserordentlich excentrische Lage des Keimbläschens die Verstärkung der feinkörnigen Dotterrinde in seiner nächsten Umgebung und dadurch die beständige Pollage derselben bedingen. Jedenfalls sind aber die beiderlei Vorgänge, das Aufsteigen des Keimbläschens und des Dotterkerns, vollständig ausserhalb der chemischen Zusammensetzung der Dottermasse begründete Ursachen für die Herstellung der ungleichen Diffusionsradien. —

*) Ich nehme hier Gelegenheit, die bezügliche Arbeit Oellacher's nachträglich anzuführen, da sie am rechten Orte durch ein Versehen übergangen wurde: Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbelthiereie, in M. Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. VIII, 1872. Der Unterschied im Schwunde des Keimbläschens bei den Batrachiern und andern Wirbelthieren — dort Austritt der Flüssigkeit und Auflösung der festen Theile innerhalb des Dotters, hier vollständiger Austritt — ist natürlich von gar keiner weiteren Bedeutung. Wenn dagegen dieser Vorgang für eine „Lebensäusserung" erklärt wird (S. 14), weil seine angeblichen Ursachen, die Zusammenziehungen des Keims, eine solche seien, so konstatire ich hier bloss, dass eine solche Erklärung eine einfache Konsequenz der weiter unten zu erörternden Protoplasmatheorie ist.

Alle diese äusseren Formbedingungen kommen nun im Formgesetz der Bewegungen und Umbildungen des Dotters zur Wirkung und zwar so, dass dasselbe früher oder später von seinen Ursachen unabhängig wird und sich in den Entwickelungsvorgängen selbstständig erhält. So ist, wie wir uns leicht überzeugen können, die Dotterhaut auch nach dem Beginn der Dottertheilung zur Erhaltung der Kugelgestalt des Eies und der davon abhängigen Erscheinungen unentbehrlich, während sie nach der Herstellung einer fest zusammenhängenden Eioberfläche selbst vor dem naturgemässen Ausschlüpfen der jungen Larve ohne Nachtheil entfernt werden kann; und wo die Lage des Keimbläschens ganz ausschliesslich für die Ursache der excentrischen Lage des ersten Theilungscentrums gehalten werden kann, da wird die betreffende Wirkung noch früher von dem Fortbestande der Ursache unabhängig. Es ist daher unser Formgesetz, obgleich später ausschliesslich an die Entwickelungserscheinungen und deren Substrat, den Dotter und seine Umbildungsprodukte, gebunden, nach seinem Ursprunge als ein ausserhalb derselben verursachtes und vorbereitetes Motiv der Entwickelung anzusehen, von welchem sogar hinsichtlich der unumgänglichen Wirkung des Samens behauptet werden kann, dass es in diesem wichtigen Punkte gewissermassen zufällig zum Keimstoffe hinzukomme. Doch brauche ich bei einem Hinweise auf meine ganze Darstellung nicht weiter auszuführen, dass in dem bezeichneten Formgesetze der Entwickelung kein irgendwie ausserempirischer, etwa teleologischer Eingriff in die natürlichen, d. h. naturnothwendigen Wirkungen des uns beschäftigenden Dotterstoffes enthalten sei. Die weiblichen Wirbelthiere bereiten einen für die Elementaraktionen der Entwickelung geeigneten Stoff und umgeben ihn zugleich mit gewissen Vorrichtungen, welche ausserhalb des mütterlichen Organismus noch wesentlich ergänzt, die nothwendigen Wechselwirkungen jenes Keimstoffes mit dem Medium, in welches er unter normalen Umständen geräth, unter ein ganz besonderes Gesetz des Masses, der Ordnung und daher der schliesslichen Leistung stellen. Ich will mit meiner Darstellung nur immer von neuem hervorheben, dass, wenn die Entwickelung eines individuellen Lebens, eines Organismus, in den bezeichneten Elementaraktionen keine anderen aktiven Mittel besitzt, als wie sie aus den chemisch-physikalischen Eigenschaften gewisser nicht lebendiger Stoffe, eben der Keimstoffe, bei ihrer Wechselwirkung mit bestimmten, sie gewöhnlich umgebenden Medien sich ergeben, anderseits ihre Verwendung zu der Leistung eines wirklichen Lebens, und zwar eines sich ausserordentlich mannigfaltig gliedernden Lebens, nicht bereits an die blosse Existenz jener Elementaraktionen

und ihres Substrats, sondern an eine Reihe besonderer, sie formal regelnder Bedingungen geknüpft ist, welche wenigstens in ihrer nothwendigen Gesammtheit mit der Entstehung jener Keimstoffe nicht in ursächlichem Zusammenhange stehen, und daher als von aussen zufällig hinzugekommene Momente betrachtet werden müssen.

Dass diese ganze Auffassung sich auch auf die übrigen Wirbelthiere ausdehnen lasse, scheint mir selbst nach den bisherigen unvollständigen Beobachtungen über ihre Entwickelung nicht zweifelhaft zu sein (vgl. S. 105—110. 143—145. 156. 167, Nr. 108, 121)*, sodass ich auch alle aus jener Auffassung abzuleitenden allgemeinen Schlüsse als für alle Wirbelthiere giltige glaube bezeichnen zu dürfen. Diese nicht unwichtigen Schlussfolgerungen fasse ich in nachstehender Weise kurz zusammen. — Da die Keimstoffe und ihre Elementaraktionen den selbstverständlichen Inhalt der organischen Existenz überhaupt bilden, so kann bei einem Vergleiche nichtlebendiger Vorgänge und des Lebens das Formgesetz füglich als die eigentliche und wesentliche Grundursache der organischen Entwickelung bezeichnet werden. Mit Rücksicht auf frühere Erläuterungen meiner bezüglichen Beobachtungen (S. 98 u. flg.) will ich hier hervorzuheben nicht unterlassen, dass zunächst für

* Die äusseren Umstände, unter denen sich die verschiedenen Eier der Wirbelthiere entwickeln, weichen nur in ihrer Erscheinung, nicht in ihrer Wirkung in erheblichem Masse von einander ab. Wenn wir als das mit dem Keimstoffe in Wechselwirkung tretende Medium genau genommen nur die innerhalb der Dotterhaut befindliche eiweisshaltige Flüssigkeit betrachten dürfen, so scheinen die verschiedenen Eihüllen nur dazu zu dienen, trotz der je nach der Species oft innerhalb desselben Geschlechts wechselnden äusseren Umgebung des Eies jenes nothwendige innere Medium in seiner relativen Gleichartigkeit herzustellen oder zu erhalten. Die auf eine dünne Dotterhaut reducirten Eihüllen der lebendiggebärenden Salamandra dürften dem Umstande entsprechen, dass der Eihälter bereits eine eiweisshaltige Flüssigkeit liefert, welche dem Dotter unmittelbar zugeführt werden kann; die umfänglichen Eihüllen der im Wasser befruchteten Eier sind dagegen offenbar dazu bestimmt, den unmittelbaren und plötzlichen Zutritt des Wassers zum Dotter aufzuhalten, und es nur in dem Masse heranzuleiten, als ihm die nöthige Beimischung gegeben werden kann. Und noch innerhalb der Abtheilung der Batrachier sehen wir endlich diejenigen Eier, welche sehr bald aus dem Wasser in die Luft gelangen (Alytes), an der Oberfläche erhärten, um wie es scheint die Verdunstung des aufgenommenen Wassers zu verhindern. Aehnlich gestalten sich diese Verhältnisse bei den übrigen Wirbelthieren; und für die Amnioten will ich zum Schluss noch darauf aufmerksam machen, dass auch die ausserembryonalen Theile der Keimhaut, indem sie nach der Absonderung des Embryo morphologisch bedeutungslos werden, im Amnion und theilweise im Chorion zu Vorrichtungen benutzt werden, welche dieselbe Bestimmung wie die einfachen Eihüllen offenbaren, nämlich das für die Entwickelung nothwendige äussere Medium zu sammeln.

die uns gerade beschäftigenden Organismen das vollkommene Leben nicht etwa ein zeitlich unmittelbares Produkt von der Unterstellung der bezeichneten Elementaraktionen unter das Formgesetz ist, wobei die Entwickelung als Folge des erzeugten Lebens erschiene, sondern dass vielmehr umgekehrt die Entwickelung des ursprünglich nicht lebendigen Keimstoffes oder die Wirkung und eigenthümliche Gliederung des Formgesetzes in demselben erst ganz allmählich das Leben hervorruft. *Die Entstehung des Lebens ist nothwendig an eine gewisse Entwickelung seines Substrates, also an das dieselbe beherrschende Formgesetz gebunden.* Nicht minder wichtig ist die Erkenntniss, dass die volle Bedeutung des Formgesetzes erst in seiner Einheit gefunden wird. Es äussert sich anfangs in einem einfachen, einheitlichen Vorgange, der radiären Diffusion, innerhalb eines durchaus einheitlichen Körpers; und indem sich dieser Körper theilt, werden durch das noch von aussen auf das Ganze wirkende Formgesetz nicht nur die Theile in inniger gegenseitiger Anpassung erhalten und dadurch endlich in thatsächlichen Zusammenhang gebracht, sondern damit zugleich die in ihnen hervorgerufenen Lebensvorgänge in regster Wechselwirkung entwickelt, sodass fernerhin kein einziger Entwickelungsvorgang isolirt für sich verlaufen kann. Jeder von ihnen entspringt gemeinsam mit anderen aus einer Gliederung und geweblichen Sonderung einer einfachen Grundlage und kann in den vom Formgesetz gezogenen Grenzen nur in wechselseitiger Anpassung an jene anderen Vorgänge und überhaupt an seine ganze Umgebung sich ausbilden; und seine eigene Bildung setzt daher bereits die unvermeidlichen Bedingungen für die folgende Entwickelung. *Die Einheit des individuellen Lebens wurzelt daher nur in der individuellen Entwickelung.* Aus dieser Abhängigkeit des einzelnen Vorgangs, der einzelnen Erscheinung nach allen Seiten hin, einer nothwendigen Folge von der Gliederung eines einheitlichen Ganzen bei der Fortdauer seines Einheitsgrundes, erhellt, dass das im einzelnen Theile erreichte Ziel niemals bloss auf den Ursprung seiner stofflichen Unterlage, sondern stets auf das Ganze bezogen werden muss, dass, sowie jeder Theil integrirend für das Ganze erscheint, dieses demselben erst Ziel und Zweck bestimmt. *Die volle Bestimmung des einzelnen Körpertheils ist vor seiner Vollendung nirgends lokal vorgebildet; sie entwickelt sich in und mit dem Ganzen.* Thatsächlich ist freilich die Erhaltung des Ganzen nicht unbedingt an die vollständige Erhaltung der Einzeltheile gebunden; soweit die Wirkung des Einzelnen auf das Ganze sich in dem Masse abschwächt, dass sie eventuell durch andere

Theile ergänzt und ersetzt werden kann, wird das Ganze auch beim Verluste einzelner Theile bestehen bleiben können. Grundsätzlich steht aber fest, dass nur der volle Zusammenhang des einheitlichen Formgesetzes den Bestand des individuellen Lebens gewährleistet; und in dieser Unverletzlichkeit des den Organismus einheitlich aufbauenden, einheitlich zusammenhaltenden Formgesetzes liegt offenbar das, was wir die Individualität nennen. Die Individualität ist der physiologische Ausdruck des Formgesetzes.

Ich glaube nicht, dass der flüchtige Ueberblick, welcher die eben hervorgehobenen Hauptsätze zusammenlas, vollständig genügt, um von ihrer Wahrheit zu überzeugen. Ich hoffe indessen, in den weiter unten folgenden Bemerkungen sie besser beleuchten zu können. Ich habe diese Sätze in ihrem kurz motivirten Zusammenhange an dieser Stelle vorgeführt, weil es mir für das Folgende dienlich erscheint, an ihrer Hand eine Kritik der entsprechenden Auffassungen, wie sie bisher geboten wurden, vorauszuschicken.

Noch immer machen sich bei der Betrachtung des Lebens und bei der Untersuchung seiner Ursachen und Bedingungen zwei entgegengesetzte Auffassungen unter den Naturforschern geltend. Die ältere von ihnen glaubt aus allgemeinen Gründen daran festhalten zu müssen, dass für die Entstehung und Erhaltung des Lebens die blossen Stoffe und ihre Kräfte nicht genügen, und dass dazu noch ein besonderes Moment hinzukomme. Dieses Moment bezeichnete man früher als Lebenskraft und stand nicht an, derselben nicht nur ein nicht empirisches, aussernatürliches Wesen zuzuschreiben, sondern sie auch in derselben Weise in den natürlichen, empirisch fassbaren Verlauf der Erscheinungen eingreifen zu lassen. Nachdem die Unhaltbarkeit dieser krassen Negation jeder Empirie erkannt war, suchte man das Princip in der Weise zu wahren, dass man die unnatürlichen Eingriffe in den Verlauf der naturnothwendig bestimmten Erscheinungen aufgab, aber im gesetzlichen Zusammenhange derselben ein auf deren Substrat nicht zurückführbares Moment, den „Zweck", anzuerkennen fortfuhr. Der gediegenste Fürsprecher dieser Ansicht, v. Baer, hat dafür jüngst den Ausdruck „Zielstrebigkeit" vorgeschlagen (Nr. 124). Gegen die Annahme einer unnatürlichen Lebenskraft oder des Endzwecks überhaupt entwickelte sich mit der Lebhaftigkeit eines Extrem's die Lehre, dass, da jene Annahmen den Boden der einfachen Erfahrung verliessen, diese uns dagegen für den Ursprung und Zusammenhang aller Naturerscheinungen nur die Annahme der unabänderlichen, Zweck wie Zufall ausschliessenden Nothwendigkeit gestatte, die Lebenserscheinungen gerade ebenso wie die Vorgänge in der an-

organischen Natur lediglich aus den besonderen Stoffen und ihren Eigenschaften zu erklären seien. Der hervorragendste Vorkämpfer dieser Richtung in unserer Zeit und Wissenschaft ist HAECKEL (vgl. Nr. 100). Aus meinen bisherigen Erörterungen wird wohl bereits erhellen, dass ich keiner von den beiden genannten Auffassungen beistimme: wo die eine ihrem richtigen Gefühl eine entsprechende Deutung nicht zu geben wusste und dadurch in unklare Anschauungen und Folgerungen gerieth, suchte die andere jeden Zweifel durch blosse Negation zu heben, und über die kritischen Punkte durch das Pochen auf die von keiner Seite mehr angefochtenen Sätze hinwegzukommen. Die Beweisführung für diese Behauptung will ich aber nicht schuldig bleiben.

Die Teleologie v. BAER's betont den zweckmässigen Zusammenhang aller Theile eines Organismus, das Ineinandergreifen, die gegenseitigen Zweckbeziehungen ihrer immerhin nothwendigen Wirkungen, welche nur in dieser Weise das Leben ermöglichen, während die ohne diese Zielstrebigkeit verlaufenden Vorgänge zu einer einheitlichen Wirkung unfähig seien, in sich selbst die Kraft dazu nicht besässen. So weit, d. h. bis zur Anerkennung einer die einheitliche Existenz gewisser Naturkörper beherrschenden besonderen Ursache schliesse ich mich jener Auffassung an, dann aber gehen unsere Wege auseinander. Es scheint nichts natürlicher, als dass v. BAER das unter gewissen Bedingungen immer wiederkehrende Zusammenwirken von Naturnothwendigkeiten mit dem einzig passenden Namen eines Gesetzes bezeichnet hätte, welches eben jenen Naturkörpern eigenthümlich sei; die Unterlassung scheint mir dadurch veranlasst zu sein, dass v. BAER dem Einwande nicht zu begegnen wusste, das Gesetz, welches die innere Einheit eines lebenden Naturkörpers beherrsche, sei eben nichts weiter als der Ausdruck für die im Zusammenhange wirkenden Eigenschaften der Einzeltheile, also lediglich in diesen begründet. Ich glaube aber, dass man auf Grund der von mir mitgetheilten Beobachtungen und ihrer Erörterung jenes Gesetz, also in der Entstehungsgeschichte der Wirbelthiere mein Formgesetz recht gut von den inhärenten Eigenschaften der stofflichen Träger der Entwickelung unterscheiden könne: es ist eben der Ausdruck für eine Summe von gesetzmässig zusammengefügten Formbedingungen, welche ausserhalb des Keimstoffes verursacht, theilweise sogar zufällig zusammentreffen, um seine naturnothwendigen, aber an sich nichts weniger als formbildenden Wirkungen zu formal und daher funktionell ganz bestimmten Leistungen zu zwingen. Solange nun diese Bedeutung des Formgesetzes unerkannt blieb, musste die Teleologie entweder das besondere Princip des Lebens und der Entwicke-

lung in besonderen, individuell wirkenden „Zwecken" suchen, wie die ältere Lehre lautete, oder sie erkannte bei universeller Auffassung dasselbe allgemeine Princip der Zielstrebigkeit der nothwendigen Erfolge auch im Bereich der Anorgane an, im Kreislaufe tellurischer und kosmischer Erscheinungen, und führte es in letzter Reihe auf die Grundlagen des empirisch fassbaren Seins überhaupt zurück (v. Baer). In der That lässt sich auch gar nicht leugnen, dass ein ganz ähnliches Formgesetz wie das von mir aus der thierischen Entwickelungsgeschichte abgeleitete die Bildung und den Bestand gewisser kosmischer und tellurischer Vorgänge beherrscht. Auch steht wahrlich der Empirie kein Urtheil darüber zu, ob es zulässig sei, einen letzten Grund des empirisch fassbaren Seins überhaupt anzunehmen und mit demselben den Begriff des Zweckes zu verbinden. Sobald aber der Nachweis desselben in den Naturerscheinungen versucht wird, tritt auch gleich die Kontrole der Naturforschung in ihre Rechte Von einem solchen dem Ausgangspunkte alles Seins inhärenten Zwecke könnte man einmal annehmen, dass er mit der Gliederung des ursprünglichen Substrats sich allen Naturerscheinungen ohne Ausnahme mittheilte; dann liesse sich vom empirischen Standpunkte nichts dagegen einwenden, da die Allgegenwart des Zweckes ihn eben nirgends unterscheiden, also auch nirgends ausschliessen liesse. Aber eine solche Annahme hätte für die empirische Erkenntniss natürlich gar keinen Werth, da die Zweckidee sich überall mit der Vorstellung von der gleichfalls allgegenwärtigen Naturnothwendigkeit deckte. Ferner könnte der ursprüngliche Zweck bloss durch alle zweckmässigen oder zielstrebigen Vorgänge durchlaufend gedacht werden, während die sogenannten zufälligen davon unberührt blieben; und gerade bei dieser Annahme, auf welche die v. Baer'sche Darstellung hinauszulaufen scheint, lässt sich die Inkonsequenz unschwer nachweisen. Der beschränkte Zweck bedingt natürlich die Annahme unzweckmässiger Vorgänge und Bildungen, welche man unter den Begriff des Zufalls zusammenfasst. v. Baer hat denselben definirt als „ein Geschehen, das mit einem anderen Geschehen zusammentrifft, mit dem es nicht in ursächlichem Zusammenhange steht" oder „nicht von einem gemeinschaftlichen Grunde ausgeht" (Nr. 124 S. 71); und indem er an einer anderen Stelle die „nothwendige Wirksamkeit" eben als die zweckmässige der zufälligen gegenüberstellt (S. 84), so sollte man meinen, die Zielstrebigkeit sei nur darin begründet, dass die Ursachen einer solchen Erscheinung nicht unabhängig von einander, sondern in Folge eines vorangehenden, gesetzlichen Zusammenhangs zusammenwirkten. Diese folgerichtige Auffassung wird aber sofort vernichtet durch die Erklärung,

dass das Ziel, die Aufgabe den Zusammenhang einer zielstrebigen Erscheinung bestimme (S. 71. 72. 81. 82), wobei v. BAER den Widerspruch mit seiner eigenen Definition übersieht; denn wenn er in einer Reihe von Vorgängen, z. B. derjenigen, welche den Zusammenhang zwischen der Sonnenwärme und dem thierischen Leben bilden, deren gegenseitige Beziehungen in Bezug auf ein bestimmtes Ziel zweckmässige nennt, so ist daran zu erinnern, dass aus denselben Beziehungen auch zufällige Erscheinungen hervorgehen, also dasselbe Verhältniss je nach dem, welche von seinen Folgen man ins Auge fasst, zielstrebig wäre oder nicht, während doch nach der ersten Definition die Bedeutung einer Erscheinung lediglich von der Art ihrer Verursachung abhängen sollte. So wäre, um ein Beispiel aus dem hier nächstliegenden Erscheinungskreise anzuführen, die Begattung im Hinblick auf die befruchteten Eier ein zweckmässiger Vorgang, hinsichtlich der nicht befruchteten Eier aber jedenfalls nicht zweckmässig; und die Befruchtung selbst dürfte desshalb, weil sie in der Entwickelung des Thieres ein eminentes „Ziel" hat, doch nicht zweckmässig genannt werden, da das Zusammentreffen des Samens und des einzelnen Eies gar nicht gesetzlich bestimmt und absolut nothwendig ist, folglich im besten Falle ein sehr gewöhnlicher Zufall genannt werden müsste. Gewiss gibt es Vorgänge in der Natur, welche man als zielstrebige bezeichnen könnte in dem Sinne, dass gewisse Ursachenkomplexe nicht nur e i n e nächste Wirkung involviren, sondern unabhängig von anderen Einflüssen eine ganze Reihe von gesetzlichen Folgen; und es ist leicht zu erkennen, dass die Vorstellung einer solchen Erscheinungsreihe mit dem Begriffe der individuellen Entwickelung zusammenfällt; denn die Fähigkeit eines Vorgangs, ohne Anziehung neuer Ursachen in andere Wirkungen überzugehen, finden wir bloss in den eigenthümlichen, durch das Formgesetz begründeten Verhältnissen der Entwickelung. Will man also schlechtweg die Entwickelungsvorgänge als zielstrebige allen übrigen Vorgängen in der Natur als zufälligen entgegensetzen, so beruht der Unterschied lediglich in der Art des Kausalzusammenhangs, welcher im ersten Falle durch das Formgesetz der Bedingungen zu einer fortlaufend sich potenzirenden Wirkung befähigt wird, bei den zufälligen Erscheinungen dagegen zu einer formgesetzlich nicht geregelten Leistung führt, welche daher in sich ein Motiv zu bestimmten weiteren Wirkungen nicht besitzt. — Ich zeigte, wie sehr v. BAER in der Definition des Zufalls sich dieser Ansicht nähert, wie er aber bei der Verkennung des eigentlichen Inhalts des Formgesetzes die Ursachen des Unterschieds dennoch wieder in den Zielen sucht, welche für die Bedeutung und das Wesen des Entwickelungsver-

laufs gar nicht in Frage kommen. Ebenso wenig hängen die verschiedenen Entwickelungsverläufe unmittelbar zusammen und bilden eine kontinuirliche Kette von Zweckbeziehungen; jeder von ihnen verliert nach längerer oder kürzerer Wirksamkeit die Energie der ursprünglichen Fähigkeit, um dann erlahmend wieder in bloss zufällige Erscheinungen sich aufzulösen, und selbst die Fortpflanzung wohl aller eierzeugenden Thiere beruht, wie ich schon vor längerer Zeit erklärte, nicht auf einer Kontinuität des Lebens, sondern auf einer Neubildung des Entwickelungsgesetzes für jedes Individuum, wozu der mütterliche Organismus nur das Substrat liefert. So wechseln Zufall und Entwickelung im unaufhörlichen Wogen des Seins, und wenn wir im weiten und im ganzen doch beschränkten Ueberblick von der frühesten Jugend unseres Sonnensystems bis zu den höchsten thierischen Schöpfungen der Erde eine steigende Vervollkommnung der Entwickelungsverläufe wahrnehmen, so dürfen wir nicht vergessen, dass neben den höchsten derselben die elementaren noch fortdauern, und gewiss noch fortdauern werden, wann längst das letzte lebende Wesen auf der verödeten Erde verschwand. Wer trotzdem in jener Vervollkommnung den Fortschritt des Weltzweckes sieht, für den schliesst derselbe allerdings im Menschen ab, und alle übrigen daneben entwickelten „Ziele" werden zwecklos, sobald sie mit jenem Erfolge entweder gar nicht oder nicht mehr unmittelbar zusammenhängen. So kann aber die unbefangene Naturforschung nicht urtheilen; in ihren Augen geht der Werth eines Entwickelungsverlaufs über sein eigenes Ziel nicht hinaus, und widerspricht ein durch die Entwickelungsreihen durchlaufender Zweck ebenso sehr der Erfahrung, wie ein Allzweck des Seins jede Bedeutung entbehrt. Der isolirte „Selbstzweck" der einzelnen Entwickelung hebt sich aber entweder selbst auf, insofern seine erste Begründung immer gewissermassen zufällig ist, und er anderseits, soweit unsere Kenntniss reicht, nothwendig in eine schliessliche Vernichtung seines Erfolges ausläuft; oder er streift jede ausschliessliche Beziehung auf irgendwelches Ziel ab und fällt mit dem empirischen Wesen der Entwickelung, mit ihrem thatsächlichen Gesetze zusammen: dann hat aber der Selbstzweck mit dem teleologischen Begriff nur noch den Namen gemein, der mehr verwirrt als nützt.

Ich habe mich bei dieser Erörterung etwas aufgehalten, nicht so sehr um die oft besprochenen Irrthümer der Teleologie von neuem aufzudecken, als um zu zeigen, was ihre Gegner bisher kaum gethan, dass ihr Ausgangspunkt im Grunde ein berechtigter ist. Diejenigen Erscheinungen, welche zunächst die Vorstellung des Zweckes und der Zweckmässigkeit in der Natur weckten, näm-

lich die verschiedenen individuellen Lebensformen mit ihren wechselnden, aber stets auf die Selbsterhaltung hinzielenden inneren und äusseren Beziehungen, unterscheiden sich allerdings, nicht in analytischer Hinsicht, sondern nach der Art des Kausalzusammenhangs von den übrigen Naturerscheinungen. v. Baer kam der Erkenntniss dieses Zusammenhangs sehr nahe, seine Zielstrebigkeit steht eigentlich mitten inne zwischen dem wirkenden Zwecke und dem empirischen Entwickelungsgesetz, und könnte sogar mit dem letzteren im wesentlichen zusammenfallen, wenn nicht gar zu viele Reminiscenzen aus der älteren Teleologie hinzugezogen wären und so mit der einen Hand genommen würde, was die andere gab.

Prüfen wir jetzt die gegentheilige Auffassung. Die unhaltbaren Folgerungen, zu denen ein Theil der Naturforscher durch eine richtige, aber in ihrer Allgemeinheit unklare Vorstellung von der Besonderheit des Lebens und der Entwickelungsvorgänge überhaupt sich verleiten liess, mussten den Widerspruch um so mehr reizen, als Jene die unzutreffende Erklärung von jener Thatsache der Besonderheit selbst nicht zu trennen wussten und daher nicht geneigt waren, mit der ganzen Lehre auch die nicht unbegründete allgemeine Ueberzeugung aufzugeben. Dieselbe Unklarheit leitete aber auch die lebhaften Angriffe gegen den Zweckbegriff; der leichte Erfolg gegenüber dem letzteren führte sie über das natürliche Ziel hinaus, und an die Stelle der irrigen Unterscheidung trat der Beweis von dem Mangel eines wesentlichen Unterschieds zwischen lebendigen und leblosen Naturkörpern. Dem unempirischen Zwecke wurde die Naturnothwendigkeit gegenübergestellt; aber mit dem Ausschluss übernatürlicher Principien hat auch die Naturnothwendigkeit ihre Rolle ausgespielt. Wenn man ihr darüber hinaus eine besondere Beweiskraft bei der Beurtheilung des Lebensbegriffes zuschreibt, so beruht dies auf einer missverständlichen Deutung. Die Naturnothwendigkeit alles Geschehens enthält nur die Behauptung, dass dasselbe die unausbleibliche Wirkung natürlicher Ursachen sei, sagt aber nichts aus über das Wesen und die Gleichheit oder Verschiedenheit des Kausalzusammenhangs, welcher sich erst aus dem besonderen Gesetze des einzelnen Geschehens ergibt. Ein solches Gesetz bezeichnet aber nicht nur die aktiven Ursachen, gleichsam die Träger der Naturnothwendigkeit an sich, sondern stellt auch die Bedingungen fest, unter deren Voraussetzung allein die naturnothwendige Wirkung eintreten kann. In vielen Fällen sind diese Bedingungen mit der thatsächlichen Möglichkeit der Wechselwirkung jener Ursachen erschöpft: die blosse Anwesenheit zusammenwirkender aktiver Ursachen genügt

zur erwarteten Wirkung; und dieser einfachste Fall des Naturgeschehens hat offenbar zu der irrigen Ansicht geführt, als sei dasselbe überall eine Folge ausschliesslich der aktiven Ursachen, der in Wechselwirkung tretenden Stoffe, und somit durch die Naturnothwendigkeit genügend erklärt. Ich habe aber auseinandergesetzt, dass die Entwickelungsvorgänge ausser jener Wechselwirkung als Bewegungsursache noch einen Komplex von sie formal bestimmenden Bedingungen voraussetzen, deren Ausdruck ich in dem näher beschriebenen Formgesetz finde. Zum Beweise, dass diese Bedingungen bei der eben bezeichneten Ansicht nicht etwa in den wirkenden Ursachen mit inbegriffen, sondern thatsächlich und vollständig übersehen sind, soll die folgende Beleuchtung der HAECKEL'schen Erklärung des Lebens dienen.

HAECKEL beginnt seinen Vergleich der leblosen Naturkörper oder Anorgane und der lebendigen Organismen mit der Untersuchung ihrer Stoffe (Nr. 100 I. S. 111 u. flg.) Hier begeht er nun gleich die Inkonsequenz, die Stoffe jener von ihm selbst so definirten beiden Arten von Naturkörpern mit den organischen und anorganischen Stoffen im Sinne der Chemiker zu verwechseln. Allerdings ist der Vergleich in diesem Sinne seit langer Zeit gebräuchlich und daher seine Wiederholung sehr natürlich; indem man die Stoffe, welche allen Lebensäusserungen ohne Ausnahme zu Grunde liegen, mit denjenigen verglich, welche die grosse Masse der leblosen Körper zusammensetzen, kam man zu dem befriedigenden Ergebniss, dass die Organismen stofflich nur relativ von den Anorganen verschieden seien. Wenn man aber jene Verwechselung vermeidet und der Frage: wie unterscheiden sich leblose und lebendige Naturkörper nach ihren Stoffen — die Antwort genau anpasst, so kommt man nicht nur schneller zum Ziel, sondern entgeht der Gefahr eines Grundirrthums, welcher bisher unvermeidlich gewesen zu sein scheint, dass nämlich gewisse Stoffe, wenn sie auch nur relativ von den übrigen unterschieden seien, dennoch den Organismen ausschliesslich eigenthümlich seien. Es ist klar, dass die leblosen Naturkörper, welche HAECKEL Anorgane nennt, nicht mit den sogenannten anorganischen Stoffen zusammenfallen; denn die organischen Kohlenstoffverbindungen, welche keine Lebewesen darstellen, müssen ebenfalls zu jenen Anorganen gezählt werden, und dazu gehören nicht etwa bloss lebensunfähige Substanzen (Fette, organische Säuren u. s. w.), sondern unter Umständen dieselben Stoffe, welche unter gewissen Bedingungen Lebensträger werden. Ich glaube dafür kein besseres Beispiel anführen zu können als die meroblastischen Eier der Vögel: mag man an denselben dem eigentlichen Keime eine besondere Zusammen-

setzung zuschreiben, so ist es doch gewiss unmöglich, die Dotterzellen stofflich von dem übrigen nicht organisirten Keimhöhlenboden (Nahrungsdotter) zu unterscheiden, aus welchem sie sich je nach zufälligen Umständen, bald hier, bald dort herauslösen (vgl. Nr. 121). Und wenn ich ferner daran erinnere, dass jeder Organismus und jeder Theil desselben zu leben aufhört, sobald man seinen formalen Zusammenhang völlig zerstört, so bedarf es wohl keines weiteren Beweises mehr, dass die Stoffe lebloser und lebendiger Naturkörper identisch sein können, dass also die ganze Erörterung von den Unterschieden anorganischer und organischer Stoffe in einer direkten und präcisen Beantwortung der eben bezeichneten Frage gar nicht am Platze ist. Gewisse organische Stoffe, welche man unter den Kollektivbegriff des Protoplasmas zusammenfassen kann, sind allerdings durch ihre besonderen Eigenschaften, worunter der festflüssige Aggregatzustand und die damit verbundene Quellungsfähigkeit obenan stehen, allein befähigt, Lebensäusserungen hervorzurufen; da jedoch die letzteren an denselben Stoffen unter Umständen auch ganz fehlen, also nicht der einfache Ausdruck der allgemeinen Eigenschaften derselben sein können, so sind für die Erklärung des Lebens noch andere Ursachen zu entdecken als die blosse Anwesenheit jener Stoffe. Solange es sich nicht um eine Einsicht in den Verlauf der einzelnen Lebenserscheinungen, sondern wie bei der Untersuchung Haeckel's darum handelt, den empirischen Grund des Lebens überhaupt zu erkennen, kann es zunächst gleichgiltig sein, die Unterschiede der protoplasmatischen Stoffe und der anorganischen Substanzen zu erfahren; die Hauptfrage lautet vielmehr: was verwandelt jene erstgenannten Stoffe aus leblosen in lebendige oder umgekehrt? — Haeckel stellt allerdings eine solche Frage gar nicht, denn die beständige Verwechselung von Organismen und organischen Stoffen ist nicht nur unvereinbar mit der Erkenntniss, dass dieselben sich in keinem Falle ohne weiteres decken, sondern führt ihn gerade zu einer entgegengesetzten Ansicht. Die Bekämpfung der „Lebenskraft“ verlangte den Nachweis, dass die Organismen vor den Anorganen weder durchaus andere Stoffe noch wesentlich verschiedene Kräfte voraus hätten; die häufige Wiederholung dieser Analyse liess endlich die allein derselben zugänglichen Stoffe auch als die einzigen für das Leben in Betracht kommenden Faktoren erscheinen, und es wurde daher dasselbe ausschliesslich für den Kollektivbegriff der gewissen Stoffen inhärenten Kräfte erklärt. Diese Folgerung, dass die synthetische Auffassung des Lebens mit den Ergebnissen der analytischen Untersuchung seines Substrats zusammenfalle, musste trotz ihres Anspruchs auf eine empirische

Thatsächlichkeit Hypothese bleiben, solange nicht ein völlig unorganisirter protoplasmatischer Stoff unmittelbar als Lebensträger demonstrirt war. HAECKEL glaubt dies an den seither entdeckten, denkbar niedersten Organismen, den Moneren, nachweisen zu können. Dieselben seien vollkommen homogene, form- und strukturlose Protoplasmaklümpchen (Nr. 100 I S. 133—136), d. h. es bestehe an ihnen weder eine Differenzirung noch eine feststehende Anordnung und Wechselwirkung ihrer nach allen Richtungen frei verschiebbaren Theile. Es sei daher das Leben dieser Moneren (Ernährung, Bewegung, Fortpflanzung) ganz offenbar der „unmittelbare Ausfluss der formlosen organischen Materie“, ihrer „atomistischen Constitution als ein leicht zersetzbarer und imbibitionsfähiger Eiweissstoff.“ „Indem bei diesen homogenen belebten Naturkörpern von differenten Formbestandtheilen, von „Organen“ noch keine Spur zu entdecken ist, erscheinen vielmehr alle Moleküle der structurlosen Kohlenstoffverbindung, des lebendigen Eiweisses, in gleichem Masse fähig, sämmtliche Lebensfunctionen zu vollziehen.“ Da HAECKEL zur Verallgemeinerung seiner Schlüsse die Moneren für gleichwerthig mit allen Cytoden erklärt, welche Bedeutung auch den Wirbelthiereiern vor dem Beginn der Entwickelung zukommen soll (vgl. S. 73 Anm.), so muss ich zunächst mit aller Entschiedenheit das schon mehrfach Behauptete wiederholen, dass die morphologische und physiologische Entwickelung der Wirbelthiere wohl einen bestimmten und besonderen Stoff, eben den protoplasmatischen Dotter, nothwendig voraussetzt, aber durchaus nicht eine blosse Folge seiner materiellen Zusammensetzung und der davon abhängigen Wechselwirkung mit dem umgebenden Medium ist, sondern dass die daraus hervorgehenden Elementaraktionen nur durch das von aussen bedingte Formgesetz zu den Leistungen jener Entwickelung und des Lebens befähigt werden. Und ich habe allen Grund zur Annahme, dass ein solches Formgesetz auch das Leben jener niedersten Organismen hervorrufe und unterhalte, wo es HAECKEL allerdings völlig übersah. M. SCHULTZE beschreibt sehr anschaulich das Absterben der Pseudopodien von Foraminiferen, deren Körper durch Druck zerstört war (Nr. 126 S. 22. 23); das Protoplasma jener Pseudopodien blieb ebenso intakt wie ihre Beziehung zum umgebenden Medium, und dennoch verloren sie nach der theilweisen Abtrennung vom übrigen Körper ihre Lebensfähigkeit, „bis der diffundirende Einfluss des Wassers endlich die Auflösung der Fadenreste herbeiführte.“ Dass dies in noch höherem Grade von dem zerdrückten Protoplasma gilt, ist selbstverständlich. Wenn es gewiss statthaft erscheint, diese Erfahrungen am „amorphen Protoplasma“ der Foraminiferen auf das-

jenige der Moneren zu übertragen, so stehen sie mit den bezüglichen Behauptungen HAECKEL's in vollem Widerspruche. Denn sie lehren, dass das Leben jener niedersten Organismen lediglich an eine gewisse Integrität des formalen Zusammenhangs gebunden ist und ohne die geringste vorhergehende Veränderung in der chemischen Zusammensetzung des Stoffes und der ihn beeinflussenden Medien dennoch ausnahmslos vernichtet wird, sobald jener individuelle Zusammenhang verletzt wird. Wie wäre dies aber zu verstehen, wenn die Lebensfähigkeit in den einzelnen Molekülen der strukturlosen Kohlenstoffverbindung vollständig vorhanden wäre, welche alsdann doch in jenen Pseudopodien, ja selbst in den zerrissenen Körpertheilen das Leben ununterbrochen fortsetzen müssten? Um nichts zu übersehen, sei hier noch der mögliche Einwurf erwähnt, dass bei jeder mechanischen Zerstörung eines Organismus ganz gewöhnlich früher oder später eine Zersetzung des Stoffes, also auch eine Veränderung seiner früheren Eigenschaften eintrete, sodass in dem angeführten Falle bloss die Zersetzung des lebenzeugenden Protoplasmas auch seine Lebenseigenschaften vernichtete. Dieser Einwurf erledigt sich aber durch die Ueberlegung, dass, wenn jener mechanische Eingriff weder die chemische Zusammensetzung des Protoplasmas, noch die äusseren Lebensbedingungen (das umgebende Medium u. s. w.) unmittelbar verändert, die nothwendig folgende Zersetzung doch nur aus der Zerstörung des formalen Zusammenhangs hervorgehen kann, dieser also auch als die ausschliessliche und unentbehrliche Lebensbedingung im Organismus selbst sich herausstellt; dass also die Zersetzung dem Tode des Ganzen oder eines Theils nicht vorausgeht, sondern gewöhnlich ganz unzweifelhaft als Folge desselben erscheint. Ergibt sich daraus die Unmöglichkeit, das Leben der Moneren bloss aus der chemischen Mischung ihres Protoplasmas zu erklären, so provociren dagegen alle bezüglichen Beobachtungen die Annahme, dass in ihnen ein ähnliches einfaches Formgesetz, wie ich es für die Eier der Batrachier als radiäre Endosmose beschrieb, die Wechselwirkungen der einzelnen Stofftheilchen zur Gesammtleistung des Lebens anordnet. Indem die mechanische Zerstörung des Organismus ausschliesslich dieses Formgesetz trifft, ist eine nothwendig darauf folgende Einstellung der Lebensthätigkeit ohne vorausgehende Veränderung in der stofflichen Zusammensetzung genügend erklärt.* Wenn aber

* Die Beobachtung HAECKEL's über die Vermehrung der Moneren durch künstliche Theilung (Nr. 101 S. 22) kann gegen meine Darstellung nicht angerufen werden, da eine solche, auch bei viel höheren Organismen nicht ungewöhnliche Theilbarkeit an gewisse Be-

Haeckel von einer Organisation der Moneren nichts wissen will — und das Formgesetz ist doch nichts weiter als ein allgemeiner Ausdruck dafür — so rührt dies theilweise daher, dass er in der heftigen Opposition gegen die teleologische Anschauung alle ihre Lehren, daher auch diejenige von der allen Lebewesen eigenthümlichen Organisation principiell verwarf, zum Theil aber auch von den ganz unklaren Definitionen von Organisation und Struktur. Wenn die letztere bloss die Zusammensetzung aus gleichartigen oder ungleichartigen Theilen (Nr. 100 I S. 25) oder ganz allgemein „das Verhältniss der einzelnen constituirenden Bestandtheile der Organismen zu einander und zum Ganzen" (ebend. S. 370) bedeuten soll, so ist natürlich eine Struktur überall dort vorhanden, wo Ganzes und Theile unterschieden werden können, fehlt also auch den „form- und structurlosen" Moneren keineswegs, wie denn Haeckel selbst in der 48. These von ihrer Struktur spricht.* Dieser Widerspruch wird aber dadurch wenigstens erklärlich, dass Haeckel an anderen Stellen (vgl. S. 133) die Struktur als „Zusammensetzung aus bestimmt angeordneten Theilen" definirt, welche letzteren in den Organismen durch die Organe dargestellt würden. Eine solche Struktur fehlt den Moneren allerdings; und auch die erste, von Haeckel selbst für sie angenommene Struktur erweist sich als ein für ihre Morphologie ganz bedeutungsloser Begriff. Sie soll nämlich in den Lagebeziehungen aller konstituirenden Moleküle bestehen; der stete Wechsel dieser Beziehungen in dem fortwährend strömenden Protoplasma der niedersten Organismen spottet aber natürlich jeder Bestimmung. Damit ist aber noch nicht die Möglichkeit

---

dingungen des Masses u. s. w. geknüpft ist, also mit einer beliebigen mechanischen Zerstörung nicht identisch ist; und weil ferner die Theilstücke nicht unverändert das Leben weiter fortsetzen, sondern gewöhnlich in einem Ruhezustande das dem ursprünglichen Ganzen eigenthümliche Formgesetz und seine Organisation wiederherstellen müssen, ehe die entsprechenden Lebensäusserungen wiederkehren. Wenn wir überlegen, dass diese Fähigkeit nur solchen Organismen zukommt, deren Organisation ein relativ einfaches Formgesetz oder doch eine sehr gleichartige Gliederung zu Grunde liegt, so brauchen wir nur anzunehmen, dass jedes regenerationsfähige Theilstück einen den übrigen gleichwerthigen Abschnitt des gesammten Formgesetzes enthalte, um zu verstehen, dass jene Regeneration bis zu einem gewissen Grade einer eigentlichen Entwickelung gleicht, also jene Theilstücke von beliebigen Substanzpartikeln desselben Organismus sich ebenso unterscheiden wie ein entwickelungsfähiges Ei von anderen nicht organisirten Substanzen.

* Derselbe Widerspruch begegnet uns bei Haeckel auch hinsichtlich des Ausdrucks „Form." Gegenüber der Behauptung, dass das Leben der Moneren ein Ausfluss der „formlosen organischen Materie" sei (S. 136), finden wir wenige Seiten weiter den Satz, dass „sämmtliche Lebenserscheinungen der Organismen ohne Ausnahme Wirkungen der geformten organischen Materie" seien (S. 140).

erschöpft, bei den Moneren ein Formgesetz überhaupt nachzuweisen. Das was ich so nenne, und z. B. sowohl im noch ungetheilten Batrachierei wie in dessen Dotterstücken und den indifferenten Embryonalzellen in der radiären protoplasmatischen Strömung erblicke, ist eben gar nicht der Inbegriff der gegenseitigen Lage- oder Wirkungsbeziehungen aller einzelnen Moleküle, sondern bezieht sich nur auf das Gesammtziel aller einzelnen elementaren Bewegungen, mögen dieselben im einzelnen je nach wechselnden Umständen noch so häufig von einer bestimmten Richtung abweichen; gerade so wie die einzelnen Wassertheilchen eines Flusses in Wellen und Wirbeln eine ganz andere Bahn beschreiben als die ganze Wassermasse, welche einen ganz bestimmten, relativ unveränderlichen Verlauf zeigt. Und folgerecht besteht das Leben als sich allmählich entwickelnde Wirkung der formgesetzlich geordneten Elementaraktionen des Dotters nicht in deren einzelnen Vorgängen, sondern lediglich in ihrer einheitlichen Gesammtleistung. Genau dieselben Verhältnisse wie in dem sich entwickelnden Eie finden sich nun auch in den lebenden Moneren wieder. Denn eine radiäre Anordnung aller ihrer protoplasmatischen Strömungen lässt sich meist unmittelbar erkennen, und in dieser bestimmten Gesammtform ihrer inneren Elementarvorgänge darf ich wohl mit demselben Rechte wie bei den Batrachiereiern ihr Formgesetz oder ihre eigentliche Struktur erkennen. Soweit nun eine solche Gesammtform der Elementaraktionen mit einer vollständigen Einheit auch der äusseren Formerscheinung zusammenfällt, können wir die letztere ein formgesetzliches oder m o r p h o l o g i s c h e s E l e m e n t nennen, sodass also die sogenannten monoplastiden Organismen über den Werth eines einfachen morphologischen Elements nicht hinausgehen und daher von einer Korrelation von Formtheilen bei ihnen nicht die Rede sein kann, während die Struktur aller übrigen, aus vielen solchen Elementen zusammengesetzten Organismen aus den Wechselbeziehungen derselben und ihrer Produkte (Gewebe und Organe) bestimmt werden kann. Auf diese Weise wird die Kluft, welche nach HAECKEL's Darstellung bezüglich des Baues zwischen den mono- und polyplastiden Organismen besteht, ganz natürlich ausgefüllt, und zugleich durch eine solche Auffassung das eigentliche Wesen der Organisation richtig beleuchtet. Sie hat eben nur Sinn als Ausdruck für die Formbedingungen des Lebens, und wenn wir in der organischen Morphologie uns auf die blossen Körperformen glauben beschränken zu dürfen, so erscheint dies doch nur unter der Voraussetzung statthaft, dass uns die Beziehung der organischen Form auf die Formgesetze eines Geschehens stets gegenwärtig bleibe. Und sowie sie daher natur-

gemäss nicht in den Bewegungen der einzelnen Moleküle sich äussern kann, sondern im Gesetz ihrer Gesammtleistung in den morphologischen Elementen, so kann auch anderseits die Formerscheinung der letzteren, deren Elementaraktionen durch die stete Wechselwirkung mit der Aussenwelt unterhalten werden, ebenso wenig starr und unabänderlich sein, als ihr Formgesetz Mass und Ordnung nur relativ bestimmt. Nur wird mit der steigenden Gliederung des Formgesetzes und der Struktur und mit der dadurch bedingten physiologischen Arbeitstheilung die Veränderlichkeit der Formerscheinung theils beschränkt, theils sehr ungleich im Organismus vertheilt; wenn in den morphologisch und physiologisch ungesonderten Moneren noch der ganze Körper die Ernährung, die Lokomotion besorgt, so kann er dabei keine starre äussere Form behalten wie gewisse Theile höherer Organismen, äussert aber im Grunde genommen keine grössere Beweglichkeit als die Ernährungs- und Lokomotionsvorgänge der letzteren. Dazu kommt, dass mit der höheren Differenzirung eine gewisse Periodicität im ganzen Lebensverlaufe auftritt, die einzelnen Aeusserungen desselben intermittirend erscheinen, und dass es uns anderseits unmöglich ist, mit Ausnahme eben der niedersten Organismen, den Zusammenhang der Organisation am lebenden Thiere unmittelbar zu beobachten. Daraus erklärt sich aber zur Genüge die Gewohnheit, die Vorstellung von der Organisation der betreffenden Geschöpfe dem indifferentesten Ruhezustande der Erscheinung zu entnehmen; und alsdann widerspricht allerdings die ruhelose Erscheinung eines Moners jenen Vorstellungen von der feststehenden Struktur der übrigen thierischen Organismen. Folgerichtig wäre aber mit der letzteren auch nur der indifferente Ruhezustand des Moners zu vergleichen gewesen; und in der encystirten regelmässigen Protoplasmakugel hätte sich eine sehr bestimmte Form und damit auch das Moment der Vergleichung ergeben. Es offenbart eben jeder Organismus ein beständiges Formgesetz im nothwendig ununterbrochenen Wechsel der Erscheinungen; dass dasselbe in der Gliederung und Sonderung deutlicher zum Ausdruck kommt, ist von untergeordneter Bedeutung, wichtiger dagegen die Erkenntniss, dass es ein ursächliches Moment des Lebens, eines Komplexes von Vorgängen und Bewegungen ist, und daher in der allein wahrnehmbaren und meist in der Vorstellung unnatürlich isolirten Formerscheinung nicht aufgeht. Der Grundirrthum Haeckel's besteht aber darin, dass er die Morphologie der Organismen ebenso wie diejenige der Anorgane auf eine unveränderliche äussere Formerscheinung bezieht, und daher beide in ihrem Wesen identificirt. Die Morphologie der Krystalle fällt allerdings thatsächlich mit

den unveränderlichen Lagebeziehungen der Moleküle zusammen, also mit den Folgen einer Bewegung, welche der jeweiligen Existenz des Krystalls voraus-ging; aber gerade in diesem Sinne würden nicht nur die Moneren, sondern überhaupt alle Organismen eine Struktur entbehren, da die stete Auswechselung und Bewegung ihrer Theile eine starre Form ausschliessen, und überhaupt jede Beständigkeit derselben verhindern würden, wenn nicht das bestimmte Formgesetz zugleich mit der Bewegung auch ihren sinnlichen Ausdruck in der Formerscheinung beherrschte und beschränkte. Dass einzelne starre Körpertheile das Wesen der organischen Morphologie als eines Ausdrucks von formgesetzlichen Bewegungen oder der besonderen Existenzform der Organismen nicht verändern können, ist selbstverständlich; und wenn Haeckel sich den Ausdruck entschlüpfen lässt, dass die Radiolarien „zum Theil vollständig, in ihrer gesammten Körperform“, „die reinsten und regelmässigsten Krystallformen darstellen“, so verbessert er sich doch gleich dahin, dass zu dem Krystallskelet stets noch die „amorphe Sarkode“ als eigentlicher Lebensträger dazu komme (Nr. 100 I S. 138). Es offenbart sich also bei diesen Organismen, welche bei oberflächlicher Betrachtung den Krystallen in morphologischer Beziehung nahe zu stehen scheinen, das Leben oder ihr eigentliches Wesen in den Theilen, welche nach Haeckel's Bestimmung gerade die strukturlosen, nach meiner Ansicht aber die Träger des organischen, also für die Organismen allein in Frage kommenden Formgesetzes sind. Dass das letztere sich gar nicht wesentlich von demjenigen der Moneren zu unterscheiden braucht, um das regelmässige Kalkskelet hervorzurufen, dürfte ohne weiteres erhellen, sobald man an eine in den einzelnen Strahlen etwa bloss quantitativ verschiedene radiäre Lebensthätigkeit denkt. — Gegenüber dem im ersten Momente der Entstehung unveränderlich festgesetzten Strukturgesetze der Krystalle erstreckt sich also die Formenlehre in jedem einzelnen Organismus auf die ganze Reihe von wechselnden Erscheinungen, welche aus dem nothwendig allmählichen Werden und der fortschreitenden Gliederung des Formgesetzes bis zu seiner Vollendung, mit anderen Worten aus der nothwendigen organischen Entwickelung hervorgehen. In der Entwickelung liegt das Wesen der organischen Morphologie und des Lebens überhaupt, die Entwickelung scheidet die Organismen von den Anorganen. Wer aber wie Haeckel statt dieses fundamentalen Unterschiedes zwischen Organismen und Anorganen bloss ihre oberflächliche Formähnlichkeit hervorhebt, gelangt in nothwendiger Konsequenz zu ganz unhaltbaren Anschauungen und in letzter Linie zu einer Verneinung des Lebens-

begriffes. HAECKEL nennt die Moneren und Cytoden strukturlos; die Thatsache ihrer Fortentwickelung zu mannigfach organisirten Geschöpfen erkennt er natürlich an, erklärt dieselbe jedoch für eine unmittelbare Wirkung der formlosen Materie, ihrer besonderen chemischen Konstitution (Nr. 100 I S. 164. 165. 190). Es muss uns aber die einfachste Ueberlegung überzeugen, dass ganz im allgemeinen die Form niemals eine unmittelbare Funktion ihres stofflichen Substrats sein kann; sie ist stets eine mechanische Leistung, hervorgegangen aus bestimmten Beschränkungen einer Bewegung, sodass, wenn die an sich regellosen Elementaraktionen in einem unorganisirten Stoffe einmal eine gesetzmässige Gesammtform und in Folge dessen eine sich mehr oder weniger entwickelnde Organisation erhalten, diese Formbeschränkung (Formgesetz) nicht von Anfang an im amorphen Substrate gelegen haben, sondern als neues ursächliches Moment der Formerscheinung nur von aussen eingeführt sein kann. Da die organische Form überall erst mit einer geregelten Gesammtleistung der zu einem morphologischen Elemente verbundenen Moleküle anfängt, und die Kräfte des amorphen Protoplasmas in den einzelnen, zu einer regellosen Gesammterscheinung verbundenen Molekülen beruhen, so fehlt uns auch jede Vorstellung darüber, worin die angebliche „formbildende Funktion des Plasmas" (Nr. 100 I S. 190) begründet sein könnte. Wie sollen dieselben Eigenschaften, welche den unorganisirten Zustand bedingen, allein und unmittelbar die Organisation hervorrufen, und gar auf dem Wege der Entwickelung, einer kausal zusammenhängenden Reihe von sich stetig weiter gliedernden Formerscheinungen? Ist überhaupt in jenem Ausdrucke der „formbildenden Funktion des Protoplasmas" mehr enthalten als eine Umschreibung der Thatsache, dass die Entwickelungsvorgänge und die organischen Formen nur an protoplasmatischen Substraten sich offenbaren? — Die von aussen bedingte und allmählich zur Wirkung kommende formale Beschränkung der Elementaraktionen eines Protoplasmaklumpens oder die Thätigkeit unseres Formgesetzes veranlasst und erklärt dagegen die Entwickelung als unmittelbarste naturnothwendige Folge, woraus erst die Organisation des ganzen Substrats und die einheitliche Gliederung der physiologischen Wirkungen oder das Leben hervorgehen, sodass diese drei Momente nicht als verschiedene Funktionen des Stoffes, sondern nur als verschiedene Aeusserungen desselben Vorgangs erscheinen, welche sich bloss unserer Erkenntniss und Auffassung einzeln präsentiren und in ihrem ursächlichen Zusammenhange keinem Organismus fehlen. Ganz im Gegensatze dazu hält HAECKEL die Entwickelung für den Ausfluss besonderer Eigenschaften des nicht

organisirten, aber schon vollkommen lebendigen Protoplasmas, wesshalb sie bei der Unterscheidung der Organismen von den Anorganen kaum berücksichtigt wird. Dabei wird aber entweder in dem einer Entwickelungsreihe vorangehenden Zustande das schon bestehende Formgesetz übersehen, wenn z. B. dem „formlosen Eiweissklumpen“ des Radiolarienkörpers die Fähigkeit zugeschrieben wird, „lediglich vermöge seiner specifischen atomistischen Constitution“ das komplicirte formenstrenge Kalkskelet zu erzeugen, während dieses doch nur das Formgesetz des Protoplasmaleibes zum sichtbaren Ausdruck bringt; oder es wird anderseits dem Eie im Beginn seiner Formentwickelung ein Leben zuerkannt, welches ihm in der That noch fehlt. Nach meiner Ansicht, welche ich weiter unten noch näher ausführen will, macht ein vollkommenes Leben die Entwickelung unmöglich, sowie eine solche und folglich ein Formgesetz im ersten Anfange der individuellen Existenz unbedingt nöthig sind, um das Leben in seiner individuellen Einheit zu erzeugen. Die Existenz und der Ursprung dieser Einheit bleiben aber in der HAECKEL'schen Darstellung unerklärt.

Alle Untersuchungen und Betrachtungen HAECKEL's über das Wesen der Organismen laufen in dem einen Ziel zusammen, welches schon im Anfange kenntlich wurde, dass nämlich der Gesammtinhalt der organischen Existenz nach Form- und Bewegungserscheinungen ausschliesslich eine naturnothwendige Wirkung der chemischen Mischung des Substrates sei, dass folglich die Organismen sich nur durch die letztere von den Anorganen unterschieden. „Alle uns bekannten Naturkörper der Erde, belebte und leblose, stimmen überein in allen wesentlichen Grundeigenschaften der Materie, in ihrer Zusammensetzung aus Massen-Atomen und darin, dass ihre Formen und ihre Funktionen die unmittelbaren und nothwendigen Wirkungen dieser Materie sind. Die Unterschiede, welche zwischen beiden Hauptgruppen von Naturkörpern hinsichtlich ihrer Formen und Funktionen existiren, sind lediglich die unmittelbare und nothwendige Folge der materiellen Unterschiede, welche zwischen Beiden durch die verschiedenartige chemische Verbindungs-Weise der in sie eintretenden Elemente bedingt werden“ (a. a. O. S. 164). Ich habe dagegen gezeigt, 1. dass die Organismen sich von den Anorganen unter Umständen stofflich gar nicht unterscheiden, da es ebenso wohl lebloses als lebendiges Protoplasma gibt, 2. dass das Leben folglich eine Wirkung des blossen Stoffes nicht sein kann, vielmehr nothwendig eine Organisation desselben, d. h. eine von aussen bedingte formgesetzliche Anordnung seiner Elementaraktionen voraussetzt, 3. dass diese wichtigste Lebensursache oder das Formgesetz durch seine allmähliche Aus-

bildung in dem zu organisirenden Stoffe die Formentwickelung und steigende physiologische Arbeitstheilung herbeiführt, sodass die Entwickelung ganz im allgemeinen zur nothwendigen Entstehungsform des Lebens und seiner körperlichen Träger wird, 4. dass das Formgesetz ferner, da es nur in seiner Einheit Bestand findet, das Leben nothwendig an die Bedingung knüpft, dass es eine in ihren Theilen kausal zusammenhängende Gesammtleistung eines nach aussen bestimmt abgeschlossenen Körpers oder mit anderen Worten durchaus individuell sei. Aus diesen Ergebnissen meiner Untersuchung ergibt sich natürlich die Unmöglichkeit, die Organismen in irgend einer anderen Hinsicht als gerade nach der chemischen Konstitution mit gewissen Anorganen in Parallele zu bringen. Wenn aber Haeckel die Organismen nicht nur bezüglich der Struktur mit den Krystallen vergleicht, welche ich in den beiderlei Naturkörpern für grundverschieden erklärte, sondern auch Analoga wahrer Lebenserscheinungen an den Krystallen glaubt nachweisen zu können, so beruht auch dieser Irrthum auf seiner fehlerhaften Auffassung des Lebens und unzureichenden Begriffsbestimmungen. So soll die Erscheinung des Wachsthums den Organismen und Krystallen gemeinsam sein (a. a. O. S. 141 u. flg.). Der Ausdruck „Wachsthum" bezieht sich aber ursprünglich nur auf die betreffende Lebenserscheinung und bezeichnet eine bestimmte Folge der Ernährung; da die letztere den Krystallen fehlt, so kann ihr Wachsthum nur in einem übertragenen und wesentlich anderen Sinne gemeint sein, welcher einen unmittelbaren Vergleich mit dem organischen Wachsthum gar nicht zulässt. Zur Durchführung der Analogie erklärt Haeckel das Wachsthum für eine durch die Anziehungskraft des betreffenden Körpers herbeigeführte Massenzunahme desselben (a. a. O. S. 142. 144. 152); in welcher Weise dies aber für die Organismen Geltung finden soll, deren Nahrungsaufnahme doch nicht durch eine Anziehung erfolgt, ist mir durchaus räthselhaft geblieben, wie nicht minder die aus jener Behauptung konsequent abgeleitete Folgerung, dass die Ernährung nicht die Ursache, sondern nebst der Fortpflanzung eine Folge der Besonderheiten des organischen Wachsthums sei (S. 166). Solche Behauptungen würden allerdings den genannten Vergleich unterstützen, wenn sie nur mit der bisher allgemein üblichen Auffassung und Bestimmung der Ernährung und des Wachsthums irgendwie in Uebereinstimmung gebracht werden könnten.

Es lässt sich nun nicht verkennen, dass die von Haeckel verfochtene Auffassung des Lebens als einer unmittelbaren Wirkung des Protoplasmas nur eine konsequente Ausführung der sogenannten Protoplasmatheorie ist, welche

in M. Schultze ihren Hauptbegründer gefunden hat. Indem dieser ausgezeichnete Forscher die alte schematische Begriffsbestimmung der Zelle als unhaltbar nachwies und ihre Hauptbedeutung in das Protoplasma, „die ungeformte contractile Substanz“ verlegte (Nr. 93 S. 2), wollte er zunächst gewiss nicht der Zelle die ihr eigenthümliche, wenn auch unsichtbare Organisation absprechen und ihre Lebensursache mit den chemisch-physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas identificiren. Die Individualität des lebendigen Zellprotoplasmas sollte sich nicht nur durch „seine eigenthümliche Consistenz“ erhalten, sondern ebenso „durch sein centripetales Leben, durch die Eigenthümlichkeit, mit dem Kern ein Ganzes zu bilden, in einer gewissen Abhängigkeit von demselben zu stehen“ (a. a. O. S. 12). Ich finde in dieser Aeusserung ganz unverkennbar diejenige Struktur oder Organisation angedeutet, welche ich selbst für alle werdenden oder fertigen Plastiden als unentbehrliche Lebensbedingung annehme, und wenn die Ursache dafür, nämlich das von mir sogenannte Formgesetz, unerkannt blieb, so lag dies daran, dass die Entwickelung der Zellen zu wenig beachtet wurde. Denn schon die deutlichen Bilder der Knorpelzellenbildung hätten davon überzeugen müssen, dass die Leiber dieser Zellen nicht lediglich durch die Eigenschaften des Protoplasmas, sondern durch die ausser ihm in den freien Kernen enthaltenen Formbedingungen aus der formlosen Grundsubstanz ausgefüllt werden, während der Rest derselben in der Zwischenzellensubstanz unverändert zurückbleibt. M. Schultze ging aber über jene Andeutungen von der Eigenthümlichkeit des Lebens in seinen einfachsten Existenzformen nicht hinaus; und solange die bestimmte Formel zur Erklärung ihres kausalen Zusammenhangs fehlte, musste jeder Versuch, ihn näher zu definiren, entweder zu Widersprüchen oder zur einfachen Negation jener Eigenthümlichkeit führen. So meint Stricker, dass zum Begriff einer Zelle oder eines Elementarorganismus ein Klümpchen Protoplasma genüge, schliesst aber daran die Behauptung, dass nicht jedes Stück lebender Materie eo ipso eine Zelle sei: „damit wir ein isolirtes Klümpchen lebender Materie eine Zelle nennen, müssen wir daran die ganze Gruppe von Erscheinungen wahrnehmen, welche ein selbständiges Thierindividuum, einen selbständigen Organismus charakterisiren“ (Nr. 120 I S. 6. 7). Diese eigenthümliche Ansicht, dass lebende Körper und Organismen nicht identisch seien, beleuchtet die Mängel der neuesten Protoplasmatheorie aufs klarste. Während man einerseits sich daran gewöhnt hat, die Kraftäusserungen des Protoplasmas, insbesondere seine Kontraktilität, schlechtweg als Leben zu bezeichnen, scheut man sich doch,

dasselbe mit dem Inbegriff der die Organismen auszeichnenden Thätigkeiten, was doch stets für die allgemeinste Bestimmung des Lebens galt, ohne weiteres zu identificiren. Man braucht dasselbe Wort für zwei Erscheinungen, deren wesentlichen Unterschied man doch nicht leugnet; und da das Substrat in beiden Fällen dasselbe bleibt, so muss das unterscheidende Moment eben ausserhalb des blossen Stoffes liegen. Der Unterschied von der teleologischen Auffassung reducirt sich alsdann darauf, dass an die Stelle der Lebenskraft oder des Zweckes ein unbekanntes X tritt; indem man aber die Erörterung desselben zu umgehen oder es durch jenen Doppelsinn des Wortes „Leben" zu verdecken sucht, lässt sich der innere Widerspruch doch nicht vermeiden. Die natürliche Lösung desselben ergibt sich nach meiner Ansicht durch die Erkenntniss des von mir erörterten Formgesetzes; wer dagegen den Schwierigkeiten der Untersuchung dadurch zu entgehen glaubt, dass er jene unbekannte besondere Lebensursache einfach leugnet, verlegt den Widerspruch bloss in die weiteren Schlussfolgerungen, wie ich es in der Kritik der HAECKEL'schen Darstellung nachwies.

Ich glaube durch die voranstehende Untersuchung jedem möglichen Einwande gegen die Annahme und die Bedeutung des Formgesetzes der Organismen begegnet zu sein und nehme jetzt die nähere Erörterung der sich daraus ergebenden Folgerungen wieder auf, welche ich in einigen Hauptsätzen bereits andeutete (S. 573—575), und welche uns den richtigen Standpunkt für die Beurtheilung der Gewebe nach ihrem Formwerthe anweisen sollen. Die Untersuchung über die Beziehungen der morphologischen und histiologischen Entwickelung führt zum Ergebniss, dass die erstere gewissermassen keine unmittelbare Bedeutung für das vollständige individuelle Leben hat, sondern eine Art von Vorbereitung für die Gewebsbildung darstellt, sodass die ursächliche Disposition für die letztere und damit für jenes Leben erst am Schlusse der morphologischen Entwickelung vollständig gegeben ist. Wenn also schon daraus hervorgeht, dass das individuelle Leben während der morphologischen Entwickelung nur ein unvollkommenes sein kann, so lässt sich dies noch bestimmter begründen. Ich habe in dem III. und IV. Abschnitte dieses Buchs erörtert, dass ich keine Möglichkeit sehe, die morphologischen Entwickelungsvorgänge anders als durch die Massenverschiebungen der Embryonalzellen in Folge ihrer fortlaufenden Theilungen zu erklären. Mit der Indifferenz der Embryonalzellen hört auch diese ununterbrochene Theilung auf, theils weil ihre individuelle Existenz in den meisten Geweben überhaupt verloren geht, theils weil die Theilung nunmehr als Fortpflanzung nur noch einen Theil der Ge-

sammtleistung der individuell erhaltenen Zellen bildet, also viel seltener erscheint als früher. Anderseits würden die individuell verschiedenen Ernährungs-, Wachsthums- und Anpassungsvorgänge vollkommener Zellen die Gleichartigkeit der Massenbewegung, welche mir für die morphologische Entwickelung unumgänglich scheint, in verschiedenster Weise stören und daher ihre nothwendigen Leistungen wesentlich beeinträchtigen. Die Aufgabe aber, welche dadurch der Natur gestellt wird, nämlich dieselben Bewegungen, welche später Lebensäusserungen hervorrufen, anfangs in nicht lebendigen Wirkungen der morphologischen Elemente sich äussern zu lassen, diese Aufgabe wird in einfachster Weise dadurch gelöst, dass im Innern dieser unvollkommen lebendigen Elemente wirkliches Leben und daher individuelle Lebensträger (Kerne) sich allmählich entwickeln, deren Lebensbewegungen bei der Gleichmässigkeit ihrer in der umgebenden Dottermasse gegebenen Bedingungen ebenfalls gleichartig verlaufen, durch die Ernährung stets zum Wachsthum, durch dieses zur beständig wiederholten Fortpflanzung führen und dadurch zu den fortdauernden Ursachen der mechanischen Theilung und Verschiebung der ganzen Embryonalzellen werden. Es ist ferner natürlich, dass die fundamentale Lebensbedingung dieser Kerne, ihre Ernährung, innerhalb der sie enthaltenden morphologischen Elemente durch die früher beschriebene Dotterschmelzung unterhalten wird, also durch einen Vorgang, welcher unter Ausschluss eines Gesammtlebens des Eies und des Embryo dennoch das Theilleben in jenen Elementen ermöglicht. Die feste Dottersubstanz enthält die Spannkräfte, deren massenhafte Aufspeicherung jede Nahrungszufuhr entbehrlich macht, indem dieselben durch die fortdauernde Umwandlung in lebendige Kräfte die isolirten und beschränkten Lebensprocesse nicht nur zu unterhalten, sondern allmählich auf das Ganze oder die ganzen morphologischen Elemente auszudehnen vermögen.* In dem nothwendigen Vorrath von immanenten Spannkräften liegt daher auch die besondere Bedeutung der Dottersubstanz für die Entwicke-

* Gleichsam als Gegenprobe zu dem früher gebrachten Beweise von dem Mangel einer Ernährung und einer Massenzunahme des Keims (S. 78. 556. 557) dürfte hier die Notiz am Platze sein, dass nach einem von mir mehrfach angestellten Versuche 100 Eier und ebenso viele Larven aus der ersten Periode, also vor dem Beginn der Nahrungsaufnahme, auf einer genauen Wage sich das Gleichgewicht halten. Die beiderlei Entwickelungsformen wurden dazu natürlich ohne ihre Hüllen und im getrockneten Zustande benutzt. — Für die Säugethiere wäre noch insbesondere zu bemerken, dass die rasche Anschwellung ihrer Eier durchaus nicht ein von den übrigen Wirbelthieren abweichendes Verhalten bedeutet, da sie wohl die sogenannte Keimblase, aber nicht den davon unterschiedenen und hier allein in Betracht kommenden Keim (vegetatives Blatt aut.) betrifft (vgl. Nr. 103).

lung und die Berechtigung sie als unreifes Protoplasma zu bezeichnen. Das Mass jener Spannkräfte steht nämlich im geraden Verhältniss zum Mass oder Fortgange der morphologischen Entwickelung, indem ein relativ geringerer Vorrath von fester Dottersubstanz ihre vollständige Auflösung, damit aber auch den Eintritt der histiologischen Differenzirung oder das Ende der morphologischen Entwickelung natürlich früher herbeiführt als ein grösserer Vorrath, und umgekehrt. Aus einer solchen Ueberlegung ergibt sich, dass die morphologische Entwickelung, welche den Grund zu der ganzen individuellen Existenz legt, mit der histiologischen Differenzirung oder der Ausbildung eines vollständigen Lebens der morphologischen Elemente im Wechselverhältniss gegenseitiger Beschränkung steht, sodass im ganzen wie im einzelnen der Satz gilt: die histiologische Differenzirung schliesst die morphologische Entwickelung ab, und diese verträgt sich wieder nicht mit einem Gesammtleben des werdenden Organismus.* Mit Rücksicht auf das praktische Ergebniss kann man dies auch so ausdrücken: je früher jene Differenzirung oder das vollständige Leben in einem Entwickelungsverlaufe erscheint, desto geringer wird die typische Entwickelungshöhe des betreffenden Organismus sein. Von diesem Gesichtspunkte aus müssen die bisher noch immer verfochtenen Ansichten, dass die Entwickelung der Anfang des Wachsthums und daher gewissermassen eine Lebensäusserung sei (vgl. His Nr. 109 S. 51, Haeckel a. a. O.), als ungenaue oder unklare bezeichnet werden; die Entwickelung ist die Entstehungsform des Lebens und der Organismen und kann folglich nicht eine Wirkung derselben vorstellen.

Dies wird noch ganz besonders erläutert durch ihr Verhältniss zur Individualität der Organismen. Ich nannte diese den physiologischen Ausdruck des Formgesetzes mit Rücksicht darauf, dass weder die zusammengesetzte Formerscheinung, noch die Summe der analytisch wahrgenommenen einzelnen Wirkungen des Organismus, sondern füglich nur das Erscheinung und Bewegung einheitlich umfassende Kausalgesetz auf die Bezeichnung der Unverletzlichkeit oder Untheilbarkeit Anspruch erheben kann. Dieses Gesetz ist aber, wie ich schon früher andeutete (S. 570 u. flg.), wohl in seinen Ursachen, den äusseren Formbedingungen, nothwendig von Anfang an gegeben, jedoch nicht sofort

* Natürlich muss man dabei im Auge behalten, dass weder alle Körpertheile sich gleich schnell entwickeln, noch der Uebergang von der morphologischen und histiologischen Entwickelung ein plötzlicher ist. Wenn ich hinzufüge, dass ich die nachträglichen topographischen Anpassungen nebst allen Rückbildungen und histiologischen Neubildungen nicht mehr zur eigentlichen morphologischen Entwickelung zähle, glaube ich alle möglichen Einwürfe gegen meine Behauptung berücksichtigt zu haben (vgl. S. 249—255).

vollständig an den werdenden Organismus selbst geknüpft, und daher auch die Individualität desselben nicht gleich vollkommen angelegt. Selbst in der einfachen Dotterkugel ist die radiäre Diffusion nicht gleich mit der Herstellung jener Bedingungen vollendet, sondern entwickelt sich erst allmählich; und gleich darauf wird mit der ersten Dottertheilung die Einheit der im Eie verlaufenden Elementaraktionen zunächst wieder aufgehoben, indem jener Vorgang zwei getrennte Diffusionssysteme schafft, welche mit jeder folgenden Theilung vermehrt, gewissermassen ebenso viele getrennte Individuen vorbilden. Und in der That zeigen uns homologe Vorkommnisse, auf die ich im Schlusskapitel zurückkommen werde, dass solche getrennte Eitheile, indem sie durch histiologische Ausbildung den weiteren Fortgang der morphologischen Entwickelung unterbrechen, zu vollständigen Einzelindividuen werden können. Im Wirbelthiere werden sie aber durch die noch bestehenden äusseren Formbedingungen, insbesondere die Dotterhaut, in der ursprünglichen Gesammtform des Eies zuerst bloss zusammengehalten, dann aber in Folge der andauernden Berührung wenigstens an den freien Oberflächen durchweg in festere Verbindung gebracht, sodass im weiteren Verlaufe der Entwickelung die Gliederung des Formgesetzes in einem thatsächlich zusammenhängenden Körper sich vollzieht. Bei dieser gruppenweisen Verbindung der morphologischen Elemente zu Gewebs- und Organanlagen büssen dieselben jene Fähigkeit ein, selbstständige Individuen herzustellen, indem das Formgesetz der einzelnen Zelle bis zu einem nicht mehr unbedeutenden Grade von den mit ihr verbundenen Theilen mitbestimmt wird, also in ihr allein nicht mehr zu individuellem Abschluss gelangt. Und dasselbe, was für die einzelnen morphologischen Elemente gilt, lässt sich von den zu ganzen Körpertheilen verbundenen Zellengruppen, den Geweben und Organen, aussagen: je weniger die Gliederung des Formgesetzes, nicht extensiv sondern im Sinne divergirender Bildungen, vorgeschritten ist, also je einfacher der ganze Bau und je gleichartiger die einzelnen Abschnitte sind, desto beschränkter ist die Unverletzlichkeit jenes Gesetzes oder die Individualität des ganzen Organismus. Denn die Gleichartigkeit des Formgesetzes in jenen homologen Abschnitten sichert ihnen eine gewisse Unabhängigkeit von einander, indem keiner von ihnen durch ihm selbst fehlende, daher integrirende Formbedingungen der anderen mitbestimmt wird; und diese Beschränkung der Individualität des ganzen Organismus zu Gunsten seiner Einzelabschnitte geht bisweilen so weit, dass er spontan oder in Folge äusserer Eingriffe in zwei und mehr sich vollkommen individualisirende Theile zerfallen kann. Im ersten Falle, bei der

Fortpflanzung durch Theilung oder Knospenbildung, wird die volle Unabhängigkeit der gleichwerthigen oder von den übrigen abgesonderten Abschnitte im natürlichen Lebensprocesse herbeigeführt, bei der künstlichen Vermehrung dagegen das Formgesetz des abgelösten Theils individuell hergestellt. Anderseits nimmt aber in dem Masse, als die einzelnen gröberen Körpertheile eine divergente Entwickelung erfahren, ihre gegenseitige Anpassung und Abhängigkeit zu Gunsten des Gesammtindividuums zu, dagegen ihre Fähigkeit zur Ausbildung einer eigenen Individualität ab, indem die aus jener Entwickelung resultirende physiologische Arbeitstheilung die verschiedenen Gewebe, Organe und ganzen Körperabschnitte theils über ein gewisses Mass hinaus, theils überhaupt nach ihrer Eigenschaft für die Erhaltung des einheitlichen Formgesetzes und dieses wieder für die Existenz des Einzeltheils unentbehrlich macht. Solche Betrachtungen führen uns nothwendig zu dem Ergebniss, dass die Individualität eines Organismus nur ein besonderer Ausdruck seines Entwickelungsziels ist, also während seiner Entstehung sich ebenfalls allmählich und parallel der Gliederung des Formgesetzes entwickelt. Je mehr dabei die Einzeltheile, seien es die morphologischen Elemente oder deren Verbindungen zu Organen und Körpersegmenten, sich einer morphologischen Gleichartigkeit und physiologischen Koordination nähern, desto lockerer wird der Bestand der Individualität des Ganzen bis zu einer vollständigen Vertheilung derselben auf jene Elemente und Abschnitte; dagegen erhöht sich ihre Intensität mit der steigenden Divergenz in der Gliederung des Formgesetzes und der dadurch herbeigeführten Unterordnung der Theile, sodass zunächst die ursprünglich angelegte Individualität der morphologischen Elemente in der Herstellung der Organe und Körpersegmente, und in zweiter Linie die Selbstständigkeit der letzteren im Kausalzusammenhange des ganzen Organismus aufgeht.

Wollen wir auf Grund dieser Ergebnisse den Formwerth der verschiedenen Gewebe der Wirbelthiere prüfen, so muss vor allem vorausgeschickt werden, dass die verschiedenen Stufen in der Ausbildung der Individualität, wie sie sich in der allgemeinen Betrachtung ergaben, in dem Entwickelungsverlaufe eines bestimmten Thieres natürlich nicht thatsächlich durchlaufen werden, aus dem einfachen Grunde, weil sie selbst ein Entwickelungsergebniss und als „physiologischer Ausdruck des Formgesetzes“ (S. 575) erst im vollendeten Zustande des Organismus erfasst werden kann. Dieselbe Ueberlegung, welche dem ganzen Eie sowie den einzelnen Dotter und Embryonalzellen ein vollkommenes Leben abspricht, kann ihnen auch nur die Anlage zur Ausbildung einer eigenen

Individualität zugestehen. In der Gewebsbildung wird aber diese Anlage nicht weiter entwickelt, sondern wie erwähnt gerade zurückgebildet; sobald jene Zellen durch ihre innere Umbildung zum wirklichen individuellen Leben fähig werden, gehen sie auch schon gruppenweise in Massenprodukten auf, werden gewissermassen zu neuen Formbeständen höheren Grades „verwebt." Ich habe es für die Mehrzahl der Gewebe, für die Bindesubstanzen im weitesten Sinne, für die Muskelfasern und Nervenelemente nachgewiesen, dass bei ihrer Entwickelung der frühere Formbestand der Embryonalzellen aufgelöst und aus dem dadurch gewonnenen Bildungsmaterial unter dem Einflusse der lokalen Formbedingungen theils neue Zellenformen, theils nichtzellige Gewebsbestandtheile hervorgehen. Aber auch diese sekundären Zellen können als wirkliche Organismen (Elementarorganismen) nicht angesprochen werden, da ihnen ein selbstständiges Formgesetz, eine vollkommene Individualität fehlt. Sie treten meist in den engsten anatomisch-physiologischen Zusammenhang mit anderen, selbst nichtzelligen Gewebstheilen, wie z. B. die Nervenzellen mit den Nervenfasern, sodass schon ihre körperliche Abgrenzung ganz unbestimmt wird; anderseits sind die sie betreffenden Lebensvorgänge, namentlich die Ernährung, nicht in ihnen abgeschlossen, sondern verbreiten sich in einheitlicher Gliederung durch das ganze Gewebe. Sie bleiben also integrirende Theile desselben und verhalten sich zu ihm gerade so wie die Kerne zu den ganzen Zellen, verdienen daher den Namen eines Elementarorganismus so wenig wie die Zellenkerne. Die Zellen als Gewebstheile sind keine Organismen, keine organischen Individua. Man wird mir vielleicht erwidern, dass diese Beweisführung auf eine Spitzfindigkeit hinauslaufe, da jene sekundären Zellen jedenfalls lebende Körper seien. In diesem Ausdrucke liegt aber der Doppelsinn von lebenden Individuen und von Körpern, die an einem Leben theilnehmen. Dies letztere kommt natürlich ebenfalls den Zellenkernen und den nichtzelligen Gewebselementen, den Fasern, festen Intercellularsubstanzen u. s. w. in gleichem Grade zu, sie werden ernährt, sie wachsen, bewegen sich und vermehren sich selbst unter Umständen durch Theilung. Und folglich konnte, solange die Anwesenheit eines selbstständigen Formgesetzes als eine nothwendige Voraussetzung der Existenz eines Organismus nicht erkannt war, eine grundsätzlich verschiedene Bedeutung der Zellen und der übrigen Protoplasmaprodukte wenigstens nicht genügend begründet werden: sollten die zelligen Gewebstheile Elementarorganismen sein, so hatten die übrigen Gewebselemente denselben Anspruch auf diese Bezeichnung. Dieselbe Ueberzeugung aber, welche

mich veranlasst, den bisher besprochenen unselbstständigen zelligen Gewebselementen den Werth eines Elementarorganismus nicht zuzuerkennen, lässt mich ganz allmähliche Uebergänge von denselben zu völlig selbstständig und individuell lebenden Zellen finden. Die Epithelien stellen eine solche Uebergangsstufe dar; denn wenn sie sich durch die spärliche, ihre Zellen verbindende Kittsubstanz auch nur graduell etwa vom Knorpel unterscheiden, so erscheinen doch die Epithelzellen bisweilen so locker gefügt, dass sich einzelne aus dem Gewebe herauszulösen und in dem umgebenden Medium eine Zeit lang ein scheinbar vollkommen individuelles Leben zu führen vermögen. Endlich finden wir in den Bildungszellen des vollendeten Thieres (Lymph-, junge Blut- und Wanderzellen), solange sie nicht thatsächlich in den Bestand eines Gewebes eingehen, wirkliche Elementarorganismen, d. h. Formelemente mit einem vollkommen individuellen Leben. Da sie aber ein solches Leben nur eine relativ kurze Zeit führen und nach meiner Ansicht im vollendeten Organismus ebenso wie ich für gewisse Entwickelungsperioden nachweisen konnte, in die verschiedensten Gewebe übergehen und sich denselben anpassen, so besitzen wir an ihnen das beste Beispiel eines thatsächlichen, allmählichen Uebergangs von Elementarorganismen in untergeordnete Theile eines einheitlichen Gesammtindividuums. Ich bestreite jedoch, dass wegen eines solchen Uebergangs das Anfangs- und das Endglied des betreffenden Entwickelungsverlaufs als gleichartig angesehen werden dürften; denn nach diesem Grundsatze müsste man auch den gar nicht bestimmt begrenzten Lebenskeimmassen den Formwerth von Zellenkernen, also ganz bestimmt gesonderter Körper, zuschreiben. Daher kann auch nach meiner Ansicht nicht alles, was man eine Zelle zu nennen gewohnt ist, unter allen Umständen und in jeder Umbildungsform denselben Werth behalten, so wenig wie die verschiedenen Entwickelungsstufen des ganzen Organismus den gleichen morphologisch-physiologischen Werth besitzen. Nun wird aber häufig davon gesprochen, dass der eine oder andere Gewebstheil, welcher nicht einmal in seiner äusseren Erscheinung an Zellen erinnert, den Formwerth einer oder mehrerer Zellen habe. Wenn damit in den meisten Fällen nur der Ursprung des betreffenden Gewebstheiles aus einer oder mehreren Zellen behauptet werden sollte, so wäre an dem Ausdrucke nur auszusetzen, dass er wenig exakt ist. Denn es ist nicht einzusehen, warum die Beziehung auf die Zahl der Bildungszellen durch das Wort „Formwerth“ bezeichnet wird, da doch ihr Formbestand gerade aufgelöst wird. Neuerdings hat sich aber Haeckel derselben Ausdrucksweise in einem andern Sinne bedient, indem er den Form-

werth der mehrkernigen Gewebstheile (Zellfusionen, Zellenstöcke) ganz ohne Rücksicht auf die Zahl der Bildungszellen nur nach derjenigen der späteren Kerne bemisst. Allerdings sagt er an einer Stelle von den Muskelfasern: „Die Zahl dieser Kerne bezeichnet die Zahl der Zellen, welche in der Bildung des Zellenstockes aufgegangen sind“ (Nr. 100 I S. 297); aber wenn wir sehen, dass die einfachen Kerne der Primitivfasern der Stammmuskulatur sich erst zu theilen anfangen, nachdem die Muskelsubstanz längere Zeit fertig bestand und thätig war, so lässt sich eine solche Kern-Vermehrung natürlich nicht auf eine unvollständige Theilung der Bildungszellen beziehen. Auch erwähnt Haeckel die Bildungszellen bei der eigentlichen Erörterung seiner Auffassung überhaupt nicht. Er schliesst folgendermassen. Da ein einfacher Protoplasmaklumpen (Cytode) von einem kernhaltigen (Zelle) unterschieden werden müsse, so bestimme „einzig und allein der Nucleus die Individualität der Zelle“, wobei natürlich die von Haeckel sogenannte morphologische Individualität, d. h. die Einheit der Formerscheinung gemeint ist.* Folglich habe ein Gewebstheil den Formwerth von soviel Zellen, als Kerne in ihm enthalten seien, wogegen der Ausdruck „vielkernige Zelle“ eine contradictio in adjecto sei. Die einkernigen Gewebstheile werden daher einfachen Zellen gleichgesetzt und einzellige Elementarorganismen genannt (vgl. Nr. 100 I S. 265. 278. 296, Nr. 127 S. 15. 17. 21—22. 40, Nr. 128 I. S. 105. 106). Ich glaube, dass diese Darstellung zunächst nicht anders zu verstehen ist, als dass ein Gewebstheil aus so viel „morphologischen Individuen“ bestehe, als Kerne vorhanden sind. Dieses Raisonnement Haeckel's ist aber an sich und mit Bezug auf andere seiner Definitionen fehlerhaft, wenn wir dieselben vorläufig annehmen. Wenn ganz unzweifelhaft die Anwesenheit eines Kerns die Formerscheinung einer Zelle gegenüber einer Cytode bestimmt, so darf doch daraus nicht ohne weiteres gefolgert werden, dass ein Kern in einem Gewebe nun unter allen Umständen die Existenz einer Zelle andeute; der Erörterung, ob ein mehrkerniger Gewebstheil einer oder

* Haeckel unterscheidet nämlich die Individualität nach der untheilbaren Formerscheinung und der theilbaren Lebenseinheit (morphologische, physiologische Individualität), und sondert ferner die entsprechenden Individuen in verschiedene Ordnungen, sodass jedes morphologische Individuum unter Hinzutritt der physiologischen Individualität für sich allein, oder ohne dieselbe als untergeordneter Theil einer höheren Ordnung bestehen kann (Nr. 100 I S. 265 und flg. 333—335. 367). Die morphologische Individualität wird durch den Mangel der physiologischen nicht beeinträchtigt, sondern kann trotz aller Unterordnung „scharf ausgeprägt“ bleiben (ebend. S. 304); zur Herstellung eines Organismus ist daher offenbar das Zusammentreffen der beiderlei Individualitäten erforderlich.

mehreren Zellen entspreche, hätte der Beweis vorausgehen sollen, dass jenem eine Zellennatur wenigstens im morphologischen Sinne überhaupt zukomme. Nun bezeichnet aber HAECKEL die morphologischen Individuen, also in erster Linie Cytoden und Zellen, als räumlich abgeschlossene Körper von bestimmter Gestalt (Nr. 100 I S. 265); dann kann aber doch ein einheitliches aber vielkerniges Plasmastück, z. B. gerade eine sogenannte vielkernige Zelle, eine Mehrheit von solchen Körpern nicht genannt werden, um so weniger, als HAECKEL selbst ausspricht, dass die Zellen als morphologische Individuen bei ihrer Verbindung zu höheren Formindividuen „ihre individuelle Selbständigkeit mehr oder weniger aufgeben" (ebend. S. 290). Da nun bei einer solchen Beurtheilung des Formwerthes vielkerniger Gewebstheile die Beziehung auf die Bildungszellen ebenso wie die einfache Identificirung mit ebenso vielen morphologischen Individuen als Kerne vorhanden sind, ausgeschlossen werden muss, so ist nicht leicht einzusehen, was der bezeichnete „Formwerth von mehreren Zellen" eigentlich bedeuten soll. — Ansprechender ist schon die Bezeichnung einkerniger Muskelfasern und Ganglienkugeln als Zellen, sobald man die letzteren lediglich als kernhaltige Protoplasmastücke und nicht, wie ich es allein für richtig halte, jede Bildung nach dem ihr eigenthümlichen Formgesetze definirt. Nun bleibt aber HAECKEL bei ihrer morphologischen Zellennatur nicht stehen, sondern erklärt sie gleich für Elementarorganismen. Ein Organismus involvirt aber die physiologische Individualität im Sinne HAECKEL's (vgl. die letzte Anm.), d. h. die Fähigkeit, vollkommen selbstständig zu leben, wenigstens sich zu ernähren (a. a. O. S. 266), was freilich nach meiner Ansicht auch schon Bewegung, Wachsthum, Fortpflanzung facultate einschliesst; und eine solche Fähigkeit den genannten Gewebstheilen zuzuschreiben, dürfte nicht leicht Jemand sich bereit finden, es sei denn, dass man bereits in ihrem normalen Zustande innerhalb des Gewebes jenes vollkommen selbstständige Leben erkennen wollte, was aber nach der oben citirten Bemerkung HAECKEL's bei ihm nicht der Fall ist. — Noch schärfer treten die Mängel solcher Bestimmungen hervor, wenn man den ausgesuchten, ansprechenden Beispielen andere, unzweifelhaft analoge Fälle zur Seite stellt. Die Ganglienzellen sind von blossen kernhaltigen Stellen des Axencylinders nur quantitativ zu unterscheiden (vgl. M. SCHULTZE Nr. 120 I S. 115. 126. 127); folglich wäre ein kernhaltiger Axencylinder eine Kolonie oder ein Stock von Elementarorganismen, ein kernloser dagegen mit Zellen und Elementarorganismen überhaupt nicht vergleichbar und daher im Formwerthe nur etwa einer Bindegewebsfaser verwandt. Und erinnern wir uns der thatsäch-

lichen Entstehung einer Muskelprimitivfaser, so müssen wir gestehen, dass nach der Formerscheinung die Muskelfibrillen zu den Muskelkörperchen gerade so sich verhalten, wie die Fibrillen eines Bindegewebsbündels zu den anhaftenden Bindegewebskörperchen, dass demnach, wenn die gesammte Muskelprimitivfaser so vielen Zellen entspräche, als Kerne in ihr vorhanden sind, auch jene Bindegewebsfibrillen auf alle zugehörigen Bindegewebskörperchen vertheilt gedacht werden müssten, um mit ihnen „untheilbare Formindividuen“ zu bilden! Diese Konsequenzen, welche sich beträchtlich vermehren liessen, sind folgerichtig, aber ich muss bezweifeln, dass Haeckel selbst sie annehmen möchte. Ganz anders gestaltet sich die Sache, wenn wir die organische Formerscheinung als Ausdruck eines Formgesetzes von Bewegungen auffassen und so die Morphologie und Physiologie zur Lehre von der formgesetzlichen Erscheinung des Lebens wahrhaft synthetisch verbinden. Dann muss auch bei der Beurtheilung des Formwerthes der Gewebe die organische Entwickelung zu Grunde gelegt werden; aus dem Neben- und Nacheinander verschiedener Formen lässt sich aber ein einheitlicher Vorgang erkennen, welcher, wie ich bereits erwähnte, aus ungleichartigen Gliedern besteht, deren grösste Divergenz an den Endpunkten ersichtlich wird. Die freien Bildungszellen sind die einzigen wirklichen Elementarorganismen des Wirbelthierkörpers; diese Bedeutung verlieren sie in dem Masse, als sie sich zu Formelementen eines Gewebes umbilden. Soll daher der Begriff der Zelle mit demjenigen eines Elementarorganismus zusammenfallen, so wird der Name „Zellen“ auf die noch nicht in Gewebe übergegangenen Formelemente beschränkt werden müssen. Da man aber höchst wahrscheinlich diesen Namen stets so weit ausdehnen wird, als die äussere Formerscheinung im wesentlichen dieselbe bleibt, so wird die Zelle einen wechselnden Individualitätswerth behalten. Wo aber nicht nur die Individualität des ursprünglichen Elementarorganismus, sondern auch seine frühere Form in der fortschreitenden Metamorphose vollständig aufgelöst ist, dort noch von einem Zellenbestande zu reden, halte ich für willkürlich und für schädlich, weil der Gebrauch eines Wortes in ganz verschiedenem Sinne nur bei vollständig befestigten Begriffen ohne nachtheilige Folgen bleibt.

Bei einem schnellen Rückblick auf die voranstehenden Betrachtungen der Zellenlehre kann es uns nicht entgehen, dass alle Widersprüche, Ungenauigkeiten und offenbaren Irrthümer in dieser Lehre die nothwendigen Folgen der einseitig analytischen Methode und der schematischen Begriffsbestimmungen sind, welche sich meist bloss an die äussere Erscheinung hielten, und wo sie

das Wesen der organischen Form zu erschöpfen versuchten, seine Einheit in eine Reihe getrennter Begriffe zersplitterten. So verstand HAECKEL wohl den relativen Werth des Individualitätsbegriffs wie aller verwandten Begriffe (Leben, Organisation) auf analytischem Wege zu zerlegen, aber nicht mehr zur thatsächlichen Einheit zurückzuführen. Die Neigung zur vollsändigen Sonderung der thatsächlichen Verhältnisse je nach den verschiedenen Seiten unseres Erkenntnissvermögens hängt aber gerade aufs innigste zusammen mit der Neigung, die qualitativen Unterschiede zu leugnen, die bestehenden Differenzen zu nivelliren, in der Zellenlehre nicht weniger als in allen übrigen Beziehungen des organischen Lebens. Indem man sich in der analytischen Untersuchung verlor, übersah man das einzig und allein untheilbare Gesetz des Zusammenhangs, wurde jede in ihre Elemente zerlegte Erscheinung zur blossen Summe derselben, welche daher in ihrem Wesen dem Ganzen gleich sein mussten. So wurde das Leben zur Summe der ihm zu Grunde liegenden Elementaraktionen der Materie und konsequenter Weise mit den inhärenten Eigenschaften des Protoplasmas identificirt, der Organismus, das organische Individuum als blosses Aggregat von Formelementen und auf der niedersten Stufe nur als indifferente „Raumeinheit" jenes specifischen Lebensstoffes hingestellt. Dabei wurde die Bedeutung der Entwickelung für die Entstehung des Lebens, der Organisation, der Individualität vollkommen übersehen, das Wesen dieser Erscheinungsformen als der Endprodukte eben des individuellen Entwickelungsverlaufs durchaus verkannt, und daher brachte man auch den letzteren unter das Schema jener Analyse und Summirung, welche man so oft für synthetische Betrachtung ausgab: die einzelnen Entwickelungsstufen der Organisation und des Lebens wurden nur äusserlich, nach dem Masse der Gliederung unterschieden, im Wesen war das noch unveränderte Ei so gut ein Organismus wie alle seine späteren Theilungsprodukte, die Embryonalzellen und deren weitere Umbildungen, und diese unterschieden sich nur durch ihre elementare Form (Elementarorganismen) von dem Gesammtorganismus oder Gesammtindividuum. Indem ich aber hier insbesondere dieser letzteren Auffassung entgegentrete, kommt es mir natürlich nicht darauf an, den Sprachgebrauch abzuändern, welcher nun einmal den Ausdruck „Leben" nicht auf die Gesammtleistung des Organismus beschränkt, sondern auch alle Einzeltheile desselben lebendige nennt. Ich verlange nur, dass man sich den grundsätzlichen Unterschied eines solchen Theillebens von dem individuellen Leben eines vollkommenen Organismus vergegenwärtige und sich dessen stets bewusst bleibe. Da ich jedoch der Ansicht bin,

dass die Entstehung eines jeden Organismus unmittelbar oder mittelbar (bei der Fortpflanzung durch Theilung) auf eine Entwickelung aus einem ursprünglich unorganisirten protoplasmatischen Stoffe zurückzuführen, und selbst jeder Theil des vollendeten Thieres in seiner früheren Anlage niemals nach seinem ganzen wesentlichen Inhalte enthalten sei, sondern der letztere ganz allmählich durch die Gesammtentwickelung zusammengeführt werde, so kann es mir natürlich nicht einfallen, zwischen dem vollendeten und dem unvollkommenen Zustande oder noch weiter zurückliegenden Ursachen des Lebens, der Organisation und Individualität an irgend einem Punkte des Entwickelungsverlaufs eine bestimmte Grenze abzustecken. Sobald man diese Begriffe aus dem Wesen der Entwickelung erklärt, welches in der vollständigen aber ganz allmählichen Einführung eines neuen, von aussen bedingten Moments, eben des Formgesetzes, in die Existenz gewisser Naturkörper besteht, so ist darin die Thatsache des unmittelbaren Zusammenhangs der einzelnen Zustände ebenso begründet wie die Anerkennung eines grundsätzlichen Unterschieds zwischen Anfang und Ende des ganzen Vorgangs. In dieser Auffassung der organischen Entwickelung liegt eben die Ausgleichung der bisherigen Gegensätze, der Annahme einer übernatürlichen Lebensursache und der radikalen Identificirung des Lebens mit nichtlebendigen Vorgängen: ohne einen unnatürlichen Eingriff in den Zusammenhang und Verlauf der Elementaraktionen des Protoplasmas werden sie doch in begrenzten Körpern auf eigenthümliche Weise zu einer Gesammtleistung vereinigt, deren Theile durch ihre Entstehung ursächlich zusammenhängen, daher sich nothwendig gegenseitig voraussetzen und bedingen und so ein relativ untheilbares Ganze, eine organische Individualität konstituiren, deren formgesetzliche Wirksamkeit sie von dem blossen Aggregate der Elementaraktionen in unorganisirten Körpern wesentlich unterscheidet. Wer aber dieser Auffassung sich anschliesst, wird meine übrigen Folgerungen kaum zurückweisen. Die zuletzt erörterte war aber der Satz, dass die Individualität des Wirbelthierorganismus eine so vollständige ist, dass von einem individuellen Sonderleben seiner einzelnen Theile nicht die Rede sein kann,* vielmehr von den Elementen durch die Gewebe, Organe, Körpersegmente bis aufwärts zum Ganzen jeder

* Die Ausnahme, welche die freien Bildungszellen machen, muss durch die Ueberlegung auf ihr richtiges Mass zurückgeführt werden, dass ihre Thätigkeit gewissermassen die letzten Ausläufer oder eine Fortsetzung der plastischen Entwickelung darstellt, welche für die Erhaltung der endgiltig erreichten Form ebenso nothwendig ist wie für deren Entstehung

Theil als mehr oder weniger untergeordnetes Glied in den Bestand der nächsthöheren Kategorie aufgehe und dadurch seine eigene Selbstständigkeit oder Individualität einbüsse. Jeder nimmt Theil am Leben, welches aber nicht eine Summe, sondern ein durch den Kausalzusammenhang der Entwickelung gewonnenes Resultat aller der Theilvorgänge ist, nur in der einheitlichen Gesammtleistung des Ganzen oder des organischen Individuums besteht.

Bietet die an den Rumpfsegmenten nachzuweisende Histiogenese einen passenden Ausgangspunkt zu einer Reihe von allgemeinen Betrachtungen, so finden wir anderseits in der morphologischen Gliederung der segmentalen Gewebsmassen der Batrachier Anknüpfungspunkte an die entsprechenden Verhältnisse aller übrigen Wirbelthiere.

Sowenig der vollendete Zustand der Teleostier eine Uebereinstimmung ihrer Rumpfmuskulatur mit derjenigen der Batrachier vermuthen lässt, so offenbart sich eine solche doch unzweifelhaft in der Entwickelung und zwar insbesondere zwischen Teleostiern und Salamandrinen. Die Segmente dieser Fische (Forelle, Lachs) entsprechen einmal in ihrer Anlage und Sonderung vollständig der uns bekannten Form: die Anlage der Muskeln, der Segmentkern, liegt als die Hauptmasse des Segments zwischen der hautartigen äusseren Segmentschicht und dem ebenfalls dünnen inneren Segmentblatte mit seinen Nervenanlagen eingeschlossen und zeigt frühzeitig eine Sonderung in zwei Hälften, indem das ganze Segment in der Höhe der Wirbelsaite und entsprechend der Erweiterung des an den Embryo sich anschliessenden Dottersackes nach aussen umgebogen erscheint (*Taf. XXII Fig. 382*). In die dadurch entstehende fortlaufende Längsfurche wachsen von der Oberhaut die Seitenorgane hinein und bezeichnen daher die Linie, in welcher die Stammuskeln später sich vollständig in eine dorsale und eine ventrale Masse trennen. In dem Masse, als sich der Embryo über den Dottersack erhebt, gleicht sich jene Winkelstellung beider Hälften aus; die untere erstreckt sich alsdann gerade abwärts, ist ebenso hoch wie die obere und läuft mit zugeschärftem Rande an der Grenze des Dottersackes aus, sodass dieser Rand am After in die Bauchlinie des Schwanzes übergeht. Die queren Scheidewände der Muskelsegmente verlaufen gleichfalls in gebrochenen Linien, deren nach vorn gerichtete Spitzen an der Grenze beider Muskelhälften liegen und daher sämmtlich in die Seitenlinie fallen. Diese ganze horizontal

gefaserte Muskelmasse entspricht also durchaus der Stammuskulatur der Batrachier. An dem eben ausgeschlüpften Fischchen finde ich nun an der Aussenseite dieser Stammuskelmasse, also an der Stelle der früheren äusseren Segmentschicht, ausser spärlichem Bildungsgewebe eine dünne Muskellage, deren Fasern schräg nach unten und hinten gerichtet ist; es ist darin die Anlage eines M. obliquus externus nicht zu verkennen, welche noch an Fischchen von einigen Centimetern Länge sich unterscheiden lässt, aber später offenbar den Stammuskeln sich anpasst und spurlos in sie aufgeht. An dem eben ausgeschlüpften, noch mit einem ansehnlichen Dottersacke versehenen Fische habe ich ferner eine deutliche Fortsetzung der Stammsegmente oder der inneren Segmentschicht in die Wand des Dottersackes oder die spätere Bauchwand aufgefunden, welche natürlich auf den eigentlichen Rumpf zwischen Kopf und After beschränkt bleibt, da im Schwanze die Stammsegmente bis zur Bauchseite hinabreichen. Diese ventrale Fortsetzung der inneren Segmentschicht besteht zum grössten Theile aus Bildungsgewebe, enthält aber darin eine dünne Muskellage, welche in der angegebenen Zeit erst in der Bildung begriffen ist, und deren Fasern gerade so wie ich es für den mittleren Bauchmuskel schilderte, je aus mehreren Zellen sich zusammensetzen. Diese Muskelschicht schliesst sich nur mit einigen weit auseinander stehenden Fasern an den unteren Rand der Stammuskeln an, während sie weiter abwärts, wo auch ihre Entwickelung noch im Rückstande ist, gleich in dichtem Gefüge entsteht. Ferner verlaufen die Fasern in jenem oberen Theile nicht horizontal, sondern denen des M. obliquus externus gerade entgegengesetzt schräg nach vorn und unten, und ihre erst zart angedeuteten segmentalen Scheidegrenzen fallen ebenfalls nach vorn ab, sodass sie mit denen der unteren Stammuskelhälfte einen nach hinten gerichteten Winkel bilden. Die Neubildung dieser Muskelschicht innerhalb eines reichlichen jungen Bildungsgewebes, der abweichende Verlauf ihrer Fasern und Segmentgrenzen, endlich ihr lockerer Zusammenhang mit den Stammuskeln, während ihre Hauptmasse gleich kompakt entsteht, lassen in ihr nicht eine einfache Fortsetzung eben dieser Stammuskeln, sondern die Grundlage eines neuen Muskels erkennen, welcher nur dem mittleren Bauchmuskel der Batrachier verglichen werden kann, sodass die gesammte Rumpfmuskulatur des jungen Teleostiers bis auf die geringere Ausdehnung des äusseren schrägen Bauchmuskels vollständig mit derjenigen der Urodelenlarven übereinstimmt (*vgl. Taf. XIX Fig. 341*). Statt einer weiteren Ausbildung dieser ursprünglichen Sonderung tritt aber bei den Teleostiern allmählich eine Rückbildung

ein, indem die Stammuskeln mit dem mittleren Bauchmuskel, welcher die Anlagen eines M. obliquus internus und M. rectus abdominis enthält, und mit dem M. obliquus externus zu dem sogenannten Seitenrumpfmuskel verschmelzen, an welchem nur die Trennung der Stammuskelhälften erhalten bleibt. Es scheint mir auch zweifelhaft, ob in den untersten Zacken der segmentalen Scheidewände des fertigen Seitenrumpfmuskels die frühere Grenze des mittleren Bauchmuskels wiederzuerkennen ist, da solche Zacken alsdann auch an der Bauchseite des Schwanzes vorkommen (vgl. Nr. 129 Taf. H), welcher ja anders wie der Rumpf ausschliesslich Stammuskeln enthält. — Der Mangel eines inneren Bauchmuskels (M. transversus abdominis) bei den Fischen kann nicht auffallen, da er lediglich eine aus nachträglicher Anpassung an das parietale Bauchfell hervorgehende Bildung darstellt, und die innige Verbindung desselben mit der beschriebenen Hauptmuskelmasse bei den Fischen die Entwickelung eines M. transversus unmöglich zu machen scheint. — An Selachierembryonen lässt sich eine Trennung der Stammuskeln von einem Bauchmuskel noch deutlicher nachweisen als bei den Teleostiern. An den schon früher erwähnten Scylliumembryonen sehe ich die untere Stammuskelhälfte im Rumpfe nur wenig unter das Niveau des Rückens hinabreichen; daran schliesst sich der Bauchmuskel, dessen Fasern oben schräg, unten horizontal verlaufen, und dessen verdünnter oberer Rand kaum merklich über denjenigen der Stammuskeln übergreift. An reifen Mustelusembryonen reichen die letzteren tief hinab und werden zu einem ganzen Drittheil vom Bauchmuskel bedeckt, sodass jenes Drittheil dort wo es hinter dem Becken frei zu Tage tritt, bei flüchtiger Untersuchung eine Fortsetzung des Bauchmuskels vortäuscht. Die Untersuchung von der Bauchhöhle aus, sowie die Inkongruenz der segmentalen Abtheilungen in den beiderlei Muskelgruppen schützt jedoch leicht vor jener Verwechselung. Aus dem Vergleiche beider Befunde schliesse ich, dass die Ueberlagerung des Bauchmuskels über die Stammuskeln nachträglich eintritt. — Ferner beweisen uns die Untersuchungen M. Schultze's, dass die allereinfachste unter den Wirbelthieren vorkommende Rumpfmuskulatur, nämlich diejenige der Neunaugen, nicht einer niedersten Entwickelungsstufe, sondern nur einer am weitesten gediehenen Rückbildung gesonderter Grundlagen entspricht. Denn er hebt ausdrücklich hervor, dass die Embryonen dieser Thiere ausser den segmentirten „Seitenmuskeln", welche nach den beigefügten Abbildungen nur wenig unter die Wirbelsaite hinabreichen, noch ein „System von Bauchmuskeln" besitzen, „welche der Längsaxe des Körpers parallel laufen" (Nr. 92 S. 34, Taf. VII. VIII).

Ich kann diese Muskeln nur als einen mittleren Bauchmuskel und eine ungetheilte Stammmuskelmasse deuten. Dann ist es aber für die meisten Fische* nachweisbar, dass ihre einfache Rumpfmuskulatur aus der Rückbildung einer typischen ursprünglichen Sonderung hervorgeht, welche mit derjenigen der Batrachier vollständig oder doch im wesentlichen übereinstimmt.

Für die Vögel und Säugethiere habe ich dieselbe Sonderung und topographische Anordnung der Segmenttheile wie bei den Batrachiern nachgewiesen (S. 533—534). Die Verwandlung des in jenen Klassen schmächtigen Segmentkerns in die Stammmuskulatur sowie das Hinabwachsen der längere Zeit indifferenten äusseren Segmentschicht und einer ebensolchen Fortsetzung der inneren Segmentschicht in die Bauchwand lassen es mir unzweifelhaft erscheinen, dass die gesammte Rumpfmuskulatur dieser Thiere und überhaupt aller Amnioten dem Typus folge, welchen ich aus der Entwickelungsgeschichte des Muskelsystems der Batrachier erkannte, wesshalb auch der fertige Zustand in beiden Abtheilungen leicht in Uebereinstimmung zu bringen ist.** Für die Stammmuskulatur der Amnioten wäre nur besonders hervorzuheben, dass sie sich im Bereiche der Rippen mit denselben bis zur Bauchseite erstreckt (vgl. S. 432. 460); bei der Herstellung eines kostalen Brustbeins wird der mittlere Bauchmuskel von demselben überlagert und dort ganz oder theilweise zum Schwunde gebracht (vgl. Meckel Nr. 130 Bd. III S. 304. 450), sowie er nachweislich durch den Beckengürtel erst nachträglich unterbrochen wird (vgl. S. 467). Ferner kann die untere Stammmuskelhälfte ebenso wie sie am Halse in die langen tiefen Halsmuskeln sich verwandelt, auch am Schwanze besondere Längsmuskel bilden; so finde ich beim Chamaeleon zwei starke Rollmuskeln des Schwanzes, welche vom Becken entspringend und in besondere, den unteren Wirbelbögen ange-

* Die Rumpfmuskeln der Myxinoiden besitzen eine Anordnung, welche mit derjenigen anderer Wirbelthiere nicht ohne weiteres übereinstimmt, und die ich daher bei dem Mangel embryologischer Daten nicht sicher zu deuten weiss.

** So sehr auch in den meisten Einzelheiten der Entwickelung und des anatomischen Baues gerade die Anuren nähere Beziehungen zu den Amnioten zeigen als die Salamandrinen, welchen in vieler Hinsicht mit Recht eine nähere Verwandtschaft mit den Fischen zugeschrieben wird, so liefert doch der vorliegende Fall gerade keine Belege dafür. Die Gliederung der Rückenmuskeln bleibt allerdings bei den Urodelen auf niederer Stufe stehen und gleicht mehr derjenigen der Fische, sowie sie in den Anuren bis zu der bei den Amnioten gewöhnlichen Anordnung fortschreitet. Aber den letztgenannten Batrachiern fehlt mit ausgebildeten Rippen auch deren besondere Muskelgruppe, und was von grösserem Gewichte ist, ihr mittlerer Bauchmuskel entbehrt die Sonderung in einen M. obliquus internus und rectus abdominis, welche wohl allen Amnioten zukommt.

heftete Scheiden eingeschlossen ihre Sehnen bis zur Schwanzspitze erstrecken und wie die Beuger der Finger und Zehen wirken. — Der wichtigste ventrale Theil des mittleren Bauchmuskels muss in seiner ursprünglichen Anlage als eine vom Kinne bis zum After oder der Schwanzwurzel kontinuirlich fortlaufende Muskelmasse angesehen werden, welche erst sekundär in die Mm. genio-, sterno-hyoidei, recti abdominis und die hinter dem Becken gelegenen Längsmuskel zerfällt. Diese letztere Abtheilung wird bei den Batrachiern nur durch den M. ischio-coccygeus repräsentirt, dessen ursprüngliche Verhältnisse aber meist verdeckt werden, indem nur seine den After oben und seitlich umgürtende Partie muskulös bleibt, während die absteigenden Schenkel sehnig werden. Nur bei der gemeinen Kröte bilden auch diese Schenkel, wie bereits Dugès sehr richtig hervorhob (No. 13 S. 126), schlanke Muskelbäuche, deren Enden ich unter der Symphyse der Sitzbeine in eine Sehne zusammenlaufen und sogar mit der End-sehne des M. rectus abdominis sich verbinden sehe, was aber wahrscheinlich eine spätere Anpassung ist, da ihre gemeinsame Anlage bei der Unke nach innen vom Becken liegt. Der M. ischio-coccyeus der Kröte lässt es aber kaum zweifelhaft erscheinen, dass alle im Beckenausgange, zwischen der Schwanzwurzel oder dem Steissbeine einerseits und den Sitz- und Schambeinen anderseits, mehr oder weniger sagittal ausgespannten Muskeln, welche namentlich bei den Säugern eine reichere Gliederung zeigen, aus Umbildungen jenes hintersten Abschnittes vom mittleren Bauchmuskel hervorgehen. — Wenn man ferner für den M. sterno-cleido-mastoideus den gleichen Ursprung annehmen darf, wie für den M. scapulo-mastoideus der Batrachier, so ergeben sich natürlich der erstere und der M. obliquus externus abdominis der Amnioten als Homologa.

Auf Grund dieser vergleichenden Untersuchungen und Betrachtungen glaube ich ein System der Rumpfmuskulatur aufstellen zu dürfen, nach welchem die Grundlagen derselben allen daraufhin untersuchten Wirbelthieren durchaus gemeinsam sind, und nur die fortschreitende Ausbildung der ursprünglichen Sonderung oder deren nachträgliche Rückbildung die späteren Unterschiede herbeiführen. In der folgenden Tabelle habe ich dieses System übersichtlich zu schematisiren versucht, wobei die einzelnen Ausnahmen, wie z. B. Ostracion unter den Fischen, nicht weiter berücksichtigt wurden.

			Petromyzon	Teleostier	Selachier	Anuren	Urodelen	Amnioten
Muskeln der äusseren Segmentschicht (die Gliedmassen ausgenommen)			verschmolzen zum einfachen Seitenrumpfmuskel, nur in der Kiemengegend zweitheilig: Stammmuskel, Bauchmuskel.	verschmolzen zum Seitenrumpfmuskel mit der ursprünglichen Stammmuskeltheilung.	fehlt.	1. M. scapulo- oder sterno-cleido-mastoideus. 2. M. obliquus externus abdominis		
Muskeln der inneren Segmentschicht.	Rückentheil: Stammmuskeln	Obere Hälfte			die über der Rippenlinie befindlichen Rücken- und Schwanzmuskeln.		mit Absonderung der Mm. intercostales externi.	
		Untere Hälfte			die unter der Rippenlinie befindlichen Rücken- und Schwanzmuskeln.		mit Absonderung der Mm. intercostales interni.	
	Bauchtheil: mittlerer Bauchmuskel	Hinterer Abschnitt			?	M. ischio-coccygeus.		Längsmuskeln des Beckenausgangs
		Mittlerer Abschnitt			M. rectus abdominis		1. M. rectus abdominis. 2. M. obliquus internus abdominis.	
		Vorderer Abschnitt		1. M. sternohyoideus 2. M. geniohyoideus (vgl. Nr. 80 I S. 113. 117.)				
Innerste Bauchmuskelschicht			fehlt.			M. transversus abdominis.		1. M. transversus abdominis 2. M. diaphragmatis.

Wenn die bisherigen Leistungen in der vergleichenden Muskellehre nach zuständigem Urtheile (vgl. Gegenbaur Nr. 89 S. 706) unvollkommene blieben, so lag dies nicht nur an dem Mangel vergleichender Betrachtung, sondern, auch wo eine solche durchgeführt wurde, daran, dass zur Grundlage derselben ausschliesslich die fertigen anatomischen Zustände dienten. Es offenbart sich darin wiederholt die irrige Meinung, dass die Homologien unmittelbar aus der fertigen

Formerscheinung erschlossen werden könnten, dass die Bedeutung der letzteren schon in der unmittelbaren Wahrnehmung enthalten sei. Ich muss aber dagegen an der Auffassung festhalten, dass die organische Form als Ausdruck eines Geschehens, welches das Ergebniss einer Entwickelung ist, ebenfalls nur aus ihrer Entstehungsgeschichte verstanden werden kann, und dass daher ein Vergleich organischer Formen nur auf eine Vergleichung ihres Bildungsganges sich gründen kann. — J. Müller hat die Rumpfmuskulatur der Wirbelthiere bekanntlich zuerst in drei Systeme geschieden, „welche sich auf einander nicht reduciren lassen, sich meistens gegenseitig beschränken"; es sind dies die Seitenrumpfmuskeln, die Interkostalmuskeln und die seitlichen Bauchmuskeln (Nr. 76 I S. 225 u. flg.). Gegenbaur folgt dieser Eintheilung mit der Modifikation, dass er die Interkostal- und geraden Bauchmuskeln als eine zusammengehörige aus den Seitenrumpfmuskeln hervorgehende Gruppe betrachtet (Nr. 89 S. 707 u. flg.). Der Seitenrumpfmuskel erscheine in seiner indifferentesten Gestalt bei den Fischen, bei denen er von der dorsalen bis zur ventralen Mittellinie theils ungesondert (Petromyzon), theils in zwei übereinander gelegene Hälften geschieden vom Kopfe bis zur Schwanzspitze sich erstrecke. Dieser Muskel habe sich auch noch auf die Amphibien „vererbt", indem die Perennibranchiaten und die Larven der übrigen Amphibien ihn besässen; bei den ausgebildeten Salamandrinen sei sein Bauchtheil am Rumpfe verschwunden und bleibe nur noch am Schwanze erhalten. Bei den Amnioten komme ein solcher Bauchtheil im Rumpfe überhaupt nicht zur Entwickelung, sondern werde ebenso wie bei den Batrachiern durch die Interkostalmuskeln ersetzt, denen sich der gerade Bauchmuskel mit dem M. sterno-hyoideus anschliesse. Ebenfalls als Modifikationen jenes Bauchtheils vom Seitenrumpfmuskel werden die tiefen Halsmuskeln und der M. quadratus lumborum, dagegen die beiden schiefen und der quere Bauchmuskel sowie der Zwerchfellmuskel als besondere Bildungen vorgeführt. — Diese Darstellung wird nun durch die embryologischen Thatsachen widerlegt. Der so oft genannte Seitenrumpfmuskel der Fische ist im Rumpfe aus drei getrennten Anlagen (Stammuskeln, mittlerer Bauchmuskel, M. obliquus externus abd.) und nur im Schwanze einfach, bloss aus den Stammmuskeln entstanden, also weder eine genetisch einheitliche, noch überhaupt eine in der ganzen Länge des Körpers gleichwerthige Bildung. Als Rückbildungsprodukt kann er daher nicht den einfachen Ausgangspunkt für weitere Umbildungen darstellen. So besitzen denn auch die Larven der Salamandrinen wohl die gleiche Muskulatur wie die noch unentwickelten Fische, aber niemals deren

Seitenrumpfmuskel; auch verschwindet in der Metamorphose gar kein Theil, sondern wird nur jede Schicht schärfer gesondert und in geringem Masse umgebildet. Die Anurenlarven zeigen aber, sobald ihre Muskeln gebildet sind, niemals eine kontinuirliche Seitenmuskulatur, also auch nicht einmal eine äusserliche Aehnlichkeit derselben mit dem Seitenrumpfmuskel. Die Batrachier führen uns aber zu den Amnioten hinüber. Für diese wäre noch insbesondere zu bemerken, dass die tiefen Halsmuskeln, die Zwischenrippenmuskeln und die unteren Schwanzmuskeln nicht Modifikationen des Bauchtheils vom Seitenrumpfmuskel, sondern nur der Stammuskeln sind, und zwar die Zwischenrippenmuskeln der oberen wie der unteren Hälfte derselben, die übrigen nur der unteren. Der M. quadratus lumborum ist aber ein Extremitätenmuskel, sowie anderseits der M. sterno-cleido-mastoideus genetisch nicht zum Schultergürtel, sondern mit dem M. obliquus externus zusammengehört. Der letztere fehlt aber den Fischen nicht vollständig, sondern verliert nur frühzeitig seine Selbstständigkeit, welche von den Amphibien aufwärts erhalten bleibt. Der M. obliquus internus ist zusammen mit dem M. rectus abdominis nur ein Gliederungsprodukt einer einheitlichen Anlage, was namentlich deutlich aus dem Vergleiche der Anuren und Urodelen hervorgeht; und diese Anlage oder der mittlere Bauchmuskel ist eben der eine ursprüngliche Bestandtheil des sogenannten Seitenrumpfmuskels, zu welchem sich die Stammuskulatur und bei den Fischen noch der äussere schräge Bauchmuskel gesellen. Die Enden des mittleren Bauchmuskels sind aber nicht am Zungenbein und dem Becken zu suchen, sondern am Unterkiefer (M. genio-hyoideus) und dem Steissbein oder der Schwanzwurzel (Muskeln des Beckenausgangs). — Sowie die Mm. recti und obliqui interni abd. scheinen mir der M. transversus und der Zwerchfellmuskel der Amnioten zusammenzugehören; jedenfalls fehlt beiden eine besondere morphologische Grundlage und jede Beziehung zu den Segmenten, sodass sie viel passender mit der übrigen Muskulatur der Seitenplatten, nämlich den Eingeweidemuskeln des Herzens und des Darms zusammengestellt werden können.

Ausser der eben kritisirten und bisher allgemein anerkannten Auffassung des Muskelsystems des Rumpfes liegt uns eine neueste vergleichende Darstellung desselben von Schneieer vor (Nr. 131). Der Seitenrumpfmuskel der Fische wird bloss den Rückenmuskeln der übrigen Wirbelthiere verglichen; und indem Schneider den Begriff des Rumpfes von der Anwesenheit eines M. rectus abdominis abhängig zu machen scheint, erklärt er: „Die Pisces bestehen demnach nur aus Kopf und Schwanz.“ Ich brauche aber wohl nicht erst auf die voll-

ständige Irrigkeit jener Deutung der Muskeln wiederholt hinzuweisen, um einen solchen Ausspruch als völlig unbegründeten zu bezeichnen. Als eine Fortsetzung des M. rectus sieht SCHNEIDER ebenso wie ich es bereits in meiner vorläufigen Mittheilung angab (M. SCHULTZE's Archiv 1872), auch den M. genio-hyoideus an; der M. sterno-hyoideus soll eine Fortsetzung bald der Rückenmuskeln (Hyodorsalis) bald der Bauchmuskeln (Hyoventralis) sein. Diese Unterscheidung ist aber nicht nur grundfalsch, indem der M. sterno-hyoideus stets ein Theil des freilich nicht immer kenntlich bleibenden mittleren Bauchmuskels ist, sondern hebt auch für alle Fälle, wo ein Hyodorsalis neben einem M. rectus vorkommen soll (Amphibien, Reptilien), den genetischen Zusammenhang des letzteren mit dem genio-hyoideus auf.* In der „äusseren Querfaserschicht" werden der M. obliquus externus, M. mylo-hyoideus, einige Kiemen- und Halsmuskeln ohne Bedenken zusammengeworfen, und ebenso verfährt SCHNEIDER hinsichtlich der „inneren Querfaserschicht", zu welcher einige ungenannte Muskeln des Kopfes und Halses, im Bauchtheile aber die Mm. obliquus internus und transversus abdominis gerechnet werden. Dass die letzteren nichts mit einander gemein haben, geht aus meinen Untersuchungen hervor, ebenso aber auch, dass weder den Amphibien überhaupt ein M. transversus fehlt, noch den Anuren ein M. obliquus internus zukommt, wie SCHNEIDER meint. Er behauptet auch auf Grund von Untersuchungen an Froschlarven, dass mit Ausnahme des M. rectus und M. sterno-hyoideus alle an die Gliedergürtel sich ansetzenden Muskeln weder vor denselben bestanden, noch Theile der Rumpfmuskeln („Stammesmuskeln" SCHNEIDER) seien; dies ist aber für den M. sterno-cleido-mastoideus und die Muskulatur des Beckenausgangs falsch. Kurz, ich vermag in der SCHNEIDER-schen Auffassung einen Fortschritt gegenüber der früheren nicht zu erkennen. Ganz neu ist aber der Anspruch, auf die vergleichende Anatomie der Muskeln ein neues System der Wirbelthiere zu begründen, weil diese Organe ebenso frühe aufträten als andere zur Eintheilung benutzte Hauptorgane und ihren ursprünglichen Charakter behielten. Aber das Centralnervenorgan tritt noch früher auf als die Muskeln, und von der Beständigkeit ihrer ursprünglichen Anlagen kann man eben doch nur bei einer völligen Vernachlässigung ihrer Entwickelungsgeschichte reden; man findet wohl kein zweites Organsystem, welches durch fortschreitende Gliederung, Neu- und Rückbildung sich so mannigfach verändert

* Die Verwechselung gewisser selbstständiger Kiemenmuskeln mit abgelösten Enden des M. sterno-hyoideus (a. a. O. S. 7) beruht auf einer willkürlichen Annahme.

wie das Muskelsystem. Und zwar legt Schneider selbst in seinen Bemerkungen über die Veränderung der Rückenmuskulatur der Anuren (a. a. O. S. 4. 5) dafür Zeugniss ab. Nur kann ich allerdings diesen seinen Angaben nicht beistimmen. Dass die Rückenmuskulatur der Froschlarven fischähnlich sei, später aber derjenigen der Amnioten gleiche, dürfte nicht neu sein; dass aber die Larvenmuskulatur und die epigonalen Rückenmuskeln zweierlei nebeneinander entstehende, getrennte Bildungen seien, welche demnach in dem Verhältniss wie die Urnieren und die bleibenden Nieren zu einander ständen, ist allerdings eine neue, aber nach meinen Untersuchungen irrige Meinung. Von den definitiven Rückenmuskeln sollen die Mm. intertransversarii und interspinales wenigstens gleichzeitig, wahrscheinlich aber schon vor der Bildung der vertebralen Knorpel entstehen und von den Larvenmuskeln durch Lymphräume getrennt sein, „sodass sie bei älteren Larven sich leicht von einander ablösen lassen." Aber auch „innerhalb der Fascien der Larvenmuskeln" und zwar an deren medialen Rändern entständen neue Muskelfasern als Anlagen des M. extensor dorsi communis. Nach der Metamorphose lösten sich die Larvenmuskeln, deren Primitivfasern durch ihre Dicke sich vor den neuen auszeichnen, vollständig auf. „Keiner von den übrigen Muskeln erleidet eine ähnliche Metamorphose." Das Thatsächliche aller dieser Angaben reducirt sich darauf, dass die bis zu ihrer Gliederung während und nach der Metamorphose stets nur zweitheilige Stammmuskulatur der Anuren (Rana, Hyla, Bombinator, *vgl. Taf. XIX Fig. 338. 339)* alsdann ihre einzelnen Fasern gegen neue austauscht, indem zwischen den alten neue und daher dünnere erscheinen und nach der Auflösung der ersteren an ihre Stelle treten. Diese Neubildung von Muskelfasern, welche mir zum Theil wenigstens von den Muskelkörperchen auszugehen scheint, tritt einmal unregelmässig in den ursprünglichen Muskelmassen auf, sodass der Querdurchschnitt derselben wegen des verschiedenen Durchmessers der atrophischen und neuen Elemente und wegen ihrer verschiedenen Tinktionsfähigkeit unregelmässig gefleckt aussieht; oder die neugebildeten Fasern sammeln sich am Rande der ursprünglichen Muskelmassen zu gleichartigen Gruppen an, welche aber anfangs von jenen nur durch die kompakte Anhäufung der neuen Elemente gesondert sind. In diesem ganzen Vorgange sehe ich aber nur eine ungewöhnliche Steigerung des normalen Ersatzes verbrauchter Gewebstheile durch neue, welche durch die allgemeine Metamorphose herbeigeführt, den neuen Gewebstheilen auch gleich neue Ansatzpunkte in den vollendeten Wirbelbögen und Rippenfortsätzen bietet. Wenn aber dadurch die allmählich neu eingeführten

Gewebstheile zugleich einer reicheren Gliederung entgegengeführt werden, als sie bei den ursprünglichen Stammuskeln möglich war, so tritt doch diese Umbildung niemals aus dem Rahmen einer Gliederung des Formgesetzes innerhalb der ursprünglichen Muskelanlage hervor. Die dabei stattfindende Gewebserneuerung ist nur am Muskelgewebe besonders auffallend, aber durchaus nicht auf die Rückenmuskulatur beschränkt, wie SCHNEIDER meint, sondern noch in höherem Masse am Kopfe nachweisbar. Wenn man die nach gleichem Massstabe gezeichneten Fig. 326 und 342 vergleicht, so wird man finden, dass der M. temporalis der Larve während der Metamorphose nicht nur kürzer wird, sondern seinen Ursprung von der Hinterwand der Augenhöhle auf die Schädeldecke verschiebt. Diese Veränderung ist ohne eine lebhafte Gewebserneuerung unmöglich; doch erkenne ich darin nur eine Verwandlung des Schläfenmuskels aus seinem Larvenzustande in den definitiven, nicht aber den Ersatz eines Larvenmuskels durch eine morphologische Neubildung. Dasselbe gilt für die meisten übrigen Kopfmuskeln und die definitiven Rückenmuskeln; ja ich behaupte, dass die auffallende Umbildung gewisser Kopfskelettheile, des Darms u. s. w. während der Larvenmetamorphose dieselbe Bedeutung hat, wie jene Veränderung der Muskeln. Die schlagendste Widerlegung der SCHNEIDERschen Auffassung von dem thatsächlichen Wechsel der Rückenmuskulatur der Anuren finde ich endlich darin, dass die jungen Larven der Salamandrinen die gleichen Erscheinungen der gruppenweisen Neubildung von Muskelfasern in ihren Stammuskeln darbieten, obgleich die letzteren fischähnlich bleiben und jene Metamorphose nicht eingehen sollen (a. a. O. S. 4).

Hinsichtlich der Bildung der Gliedmassen habe ich schon Gelegenheit gehabt zu erläutern (S. 231. 236), dass v. BAER eigentlich der einzige Embryolog ist, welcher sie richtig von den Segmenten und zwar einer äusseren Fortsetzung derselben, also der äusseren Segmentschicht (äussere Fleischschicht v. BAER) ableitete, obgleich die weitere Ausführung, dass dieses röhrenförmige Primitivorgan in seiner Gesammtheit durch Zusammenziehung sich in die beiden Gliedmassengürtel verwandle, nicht zutrifft. Diese Angaben v. BAER's müssen um so beachtenswerther erscheinen, wenn man damit die Darstellung von der Entwickelung der Gliedmassen vergleicht, welche neuerdings HIS geliefert hat (Nr. 109 S. 153. 154), und welche sich darauf beschränkt, die Ursachen zu bezeichnen, welche die Lage der Extremitäten bestimmen sollen, über den Ursprung ihres Bildungsmaterials aber nichts anzugeben weiss. Jene Ursachen wären nach HIS in gewissen am Hühnerkeime sichtbaren Faltungen zu suchen;

es wird aber dabei, wie überhaupt in der ganzen von His aufgestellten Faltentheorie, übersehen, dass den Keimen und Embryonen der Anamnia solche Faltungen fehlen, und überdies sehe ich an jungen Kaninchenembryonen die Entwickelung der vorderen Gliedmassen an einer ebenen Stelle der Leibeswand ganz ebenso verlaufen wie bei den Batrachiern. Die erste Anlage jenes Schultergürtels erscheint als ein ausserordentlich kleines Hügelchen, welches unmittelbar aus der dort leicht kenntlichen äusseren Segmentschicht (Muskelplatte aut.) nach aussen hervorwächst und die Oberhaut in der entsprechenden beschränkten Ausdehnung vorwölbt. Bei den Knochenfischen dagegen entsteht der Schultergürtel gleich mit sehr breiter Basis aus einer Fortsetzung der äusseren Segmentschicht. Es passt daher die Erklärung von His, welche selbst für die Vögel ungenügend begründet erscheint, für die übrigen Wirbelthiere ganz entschieden nicht, sodass wir uns nach anderen allgemeinen Ursachen der Gliedmassenbildung umzusehen haben.

Ich habe schon in der Beschreibung hervorgehoben (S. 469), dass die Gliedmassen nicht als allgemein typische Theile gelten können, sondern lediglich als besondere und nachträgliche Anpassungen der äusseren Segmentschicht an die schon bestehende Organisation des Rumpfes erscheinen. Es äussert sich nämlich in der Entwickelung der Gliedmassen in ganz besonders hohem Grade die Abhängigkeit des Einzeltheils von der Gesammtentwickelung. Ihre morphologischen Grundlagen sind einzelne Abschnitte der äusseren Segmentschicht, welche aber für sich allein keine Andeutung von besonderen jene Neubildungen hervorrufenden Formbedingungen enthalten und in gewissen Abtheilungen der Wirbelthiere trotz eines gleichen allgemeinen Entwickelungsganges die Extremitätengürtel bald erhalten bald entbehren. Es müssen also deren Bildungsursachen nothwendig unmittelbar aus allgemeinen Formbedingungen der Gesammtorganisation zusammenfliessen. Prüfen wir dieselbe in verwandten Arten, von denen ein Theil Gliedmassen besitzt, ein anderer Theil aber nicht, so ergibt sich alsbald, dass die wesentlichen Unterschiede nicht in besonderen Abweichungen der Bildungsgesetze, sondern in gewissen Massverhältnissen beruhen. Je allmählicher der Uebergang in der Ausbildung der Segmente vom Kopfe bis zum Schwanzende ist, je gleichmässiger sich also auch grössere Körperabschnitte gestalten, desto weniger Gelegenheit findet sich, den Zufluss an Bildungsmaterial an einzelnen Stellen zu koncentriren; jene Bedingungen finden aber ihren Ausdruck theils in einem langgestreckten Rumpfe, theils in einem stark entwickelten, vom Rumpfe nicht merklich abgesetzten Schwanze,

sodass wir in einer solchen gleichmässigen Vertheilung der Körpermasse oder in der embryonalen Disposition dazu den Grund für eine unvollkommene Ausbildung der Gliedmassen oder einen vollständigen Mangel derselben erkennen dürfen, während ihre kräftige Entwickelung mit einer ausgeprägten Sonderung der Körperabschnitte zusammenfällt. Da nun diese Massenverhältnisse selbst in engeren Kreisen der Wirbelthiere nicht unbedeutend wechseln, habe ich auf eine umfassende Entwickelungsgeschichte der Gliedmassen verzichtet, und selbst ihre dem Rumpfe unmittelbar angelagerten Theile nur bei den Batrachiern in ihrer Entstehung verfolgt. Es kann hier folglich von einer vergleichenden Betrachtung der Extremitäten nicht die Rede sein, und beschränke ich mich lediglich auf einzelne Bemerkungen. — An dem ventralen Skelettheile des Schultergürtels der Anuren habe ich nach dem Vorgange älterer Autoren den vorderen Ast des Knorpelrahmens als Clavicula und das ihm angefügte Knochenstück als seinen Deckknochen bezeichnet. GEGENBAUR (Nr. 132 S. 52 u. flg.) sieht aber nur in letzterem die eigentliche Clavicula, in dem anderen Stücke aber ein Procoracoideum. Die Gründe, welche GEGENBAUR zu Gunsten seiner Deutung anführt, halte ich nicht für entscheidend, muss aber auf eine eingehende Kritik verzichten, da mir genügende vergleichende Beobachtungen über die Entwickelung der entsprechenden Theile anderer Wirbelthiere fehlen.* Dagegen gestattet die Entwickelungsgeschichte des Schultergürtels der Anuren eine nähere Bestimmung des Brustbeins und seiner Theile. Zunächst versteht man darunter das Skeletstück der Amnioten, welches aus einer Vereinigung der beiderseits die Rippenenden verbindenden Knorpelstreifen hervorgeht; und alsdann besitzen die Amphibien kein Brustbein. Wenn GEGENBAUR das Hyposternum der Batrachier einfach für ein Brustbein erklärt, welches seine Beziehungen zu den rückgebildeten Rippen verloren habe (Nr. 89 S. 623. 626, Nr. 132 S. 64), so erhellt die Hinfälligkeit dieses Vergleichs aus der Entwickelungsgeschichte. Denn das Hyposternum ist ein Erzeugniss der äusseren Segment-

* Wenn übrigens GEGENBAUR selbst für die Schildkröten die Möglichkeit zugibt, dass die Clavicula in das Procoracoideum aufgenommen sei, so könnte eine solche Vereinigung in dem Schlüsselbeine der Säuger ebenfalls bestehen, dieses also der Clavicula und dem Procoracoideum, wo sie getrennt vorkommen, entsprechen (vgl. S. 471). Denn dass das letztgenannte Stück nicht bloss in medialer Verbindung mit dem Coracoideum, sondern auch mit freiem Ende vorkommen kann, beweisen die Urodelen (vgl. Nr. 132 Taf. III); ich selbst habe bei Menopoma auf einer Seite die beiden Knorpelstücke verbunden, auf der anderen getrennt gefunden.

schicht dicht hinter der Mitte des Schultergürtels, welches daher zu den aus den Wirbeln hervorwachsenden und im Rückentheile bleibenden Rippen in gar keiner genetischen Beziehung stehen, noch einst gestanden haben kann. Es ist eine selbstständige Bildung, welche nach ihrem Ursprunge dem Schultergürtel näher verwandt ist als einem kostalen Brustbeine. Uebrigens ist die Verbindung dieses Skelettheils mit einer Bauchrippe bei der Unke bisher unbekannt geblieben (vgl. Nr. 132 S. 65). Den Anfang einer Brustbeinbildung erkenne ich dagegen in der Verbreiterung der vorderen Rippenenden bei Anuren und Salamandra, welche Enden dadurch beinahe bis zur Berührung sich einander nähern können. Und wenn man die homologen Stücke aus der Beckengegend thatsächlich mit ihren Enden verschmelzen sieht (*vgl. Taf. XIX Fig. 346*), so hat man in dem zusammenhängenden Seitenrande des Kreuzbeins auch der höheren Wirbelthiere ein Homologon einer Brustbeinhälfte anzuerkennen. Anderseits finde ich an Maulwurfembryonen, dass ihr Manubrium aus der Verwachsung der vertebralen Enden der Schlüsselbeine gerade so entsteht wie das unpaare mediane Knorpelstück aus den von mir so genannten „Sternalplatten“ des Frosches; sodass man eine solche Abgliederung des Schultergürtels als klavikulares oder korakoidales Brustbein von dem eigentlichen kostalen unterscheiden muss. Da das embryonale Manubrium des Maulwurfs sehr bald aus einem Hauptstücke, welches Spuren einer medianen Theilung zeigt, und zwei getrennten vorderen Seitenstücken besteht, so dürfte darin die Uebereinstimmung mit den Bildungen nicht zu verkennen sein, welche Gegenbaur als Episternalknochen der mit einem Schlüsselbeine versehenen Säuger besonders aufführt (vgl. Nr. 132 Taf. II Fig. 6—9, Nr. 89 S. 628). Die Episterna der Amphibien und Reptilien sind dagegen selbstständige Anhangsgebilde des Schultergürtels oder Brustbeins, welche wegen des gleichen Ursprungs aus der äusseren Segmentschicht mit dem Hyposternum verglichen werden können. Nach der Bestimmung des letzteren bietet die Annahme, dass der Schwertfortsatz der Säuger die gleiche Entstehung habe, keine Schwierigkeiten. — Das Ergebniss dieser Vergleiche ist folgendes. Unter der Bezeichnung „Brustbein“ werden zweierlei nach ihrem Ursprunge aus den Embryonalanlagen verschiedene Bildungen zusammengefasst: einmal die Abgliederungsprodukte der Rippen — kostales Brustbein, Brustbeinkörper; ferner Abgliederungsprodukte des Schultergürtels — klavikulares oder korakoidales Brustbein. Dazu kommen vordere und hintere Anhangsgebilde, welche der äusseren Segmentschicht angehören — Epi-, Hyposternum. Diese Skeletstücke können sich in

verschiedener Weise zusammenfinden und miteinander verbinden, durch Gelenke, Näthe oder völlige Verschmelzung. 1. Die Säuger besitzen ein klavikulares Brustbein (Manubrium mit den Episterna Gegenbaur's), ein kostales Brustbein (Brustbeinkörper) und ein Hyposternum (Schwertfortsatz); einigen Säugern, welchen Schlüsselbeine fehlen, mag auch ein selbstständig angelegtes Episternum zukommen. 2. Bei den Reptilien ist das letztere unzweifelhaft vorhanden, und da das Brustbein des Chamaeleons und der Krokodile in dem vordersten grossen, mit dem Schultergürtel verbundenen Stücke nach meiner Ansicht unzweifelhaft ein Homologon des Manubriums enthält, so sind die beiden Formen des Brustbeins in dieser Klasse vertreten. 3. Für die Vögel bleibt es noch der weiteren Untersuchung zur Entscheidung überlassen, ob ihr Sternum bloss ein kostales ist oder noch andere Theile aufgenommen hat. 4. Die Amphibien besitzen meist nur die endständigen Anhangsgebilde, Epi- und Hyposternum, welche mit den unveränderten Schultergürtelhälften verbunden sind; nur bei den Fröschen hat sich ein Homologon eines Manubriums von dem Schultergürtel abgegliedert, welches daher auf den Namen eines Brustbeins am meisten Anspruch hat.

Die topographische Anordnung und Umbildung der segmentalen Rumpfnerven, wie ich sie für die Anuren nachwies (S. 485—490), halte ich für geeignet, der Deutung derselben Körpertheile in anderen Wirbelthieren, wo sie namentlich im Bereiche der Gliedergürtel nicht ohne weiteres in die Augen springt, zu Grunde gelegt zu werden; doch fehlen mir die direkten bezüglichen Untersuchungen. Die ohne jeden Nachweis hingestellte Bemerkung von His, dass die motorischen Wurzeln der Spinalnerven des Hühnchens, „wie kaum zu bezweifeln ist", aus dem Rückenmarke in die Muskeln hineinwüchsen (Nr. 109 S. 107. 169), scheint mir nicht geeignet, die vorläufige Annahme einer Uebereinstimmung aller Wirbelthiere in Bezug auf die Entwickelung der Spinalnerven zu stören.

IX. Der Kopf.

Da dieser Abschnitt sich mit der weiteren und zwar vorherrschend mit der topographischen Umbildung der bereits besprochenen fundamentalen Anlagen des Kopfes beschäftigen soll, über diese Entwickelung der Batrachierlarven bisher aber meist nur ganz vereinzelte, zusammenhangslose Angaben bestanden, so sehe ich keinen Vortheil darin sie voranzustellen, und werde sie daher erst in den vergleichenden Betrachtungen zur Sprache bringen. Die allgemeine Histiogenese wird nach ihrer ausführlichen Erörterung im vorigen Abschnitte natürlich nicht wiederholt werden.

Nach dem Bilde von der Zusammensetzung des embryonalen Kopfes, welches ich bei der Besprechung der Leistungen des mittleren Keimblattes entwarf, werden die einzelnen Regionen, in welche sich derselbe natürlich gliedert, nach den verschiedenen Segmenten bestimmt, denen die Anlagen der übrigen Keimblätter je nach ihren Beziehungen zugetheilt werden müssen. So bezeichnen also einerseits die inneren Segmente den Stammtheil, welcher als eine Fortsetzung des gleichnamigen Theiles im Rumpfe erscheint, die äusseren Segmente aber die Seitentheile des Kopfes, während anderseits das erste Doppelpaar der Segmente den Vorderkopf vom Hinterkopfe abscheidet (vgl. S. 216 u. flg.).

1. Der Vorderkopf.

In der ersten Embryonalzeit, wann die Entscheidung schwankt, ob man es mit einem etwas differenzirten Eie oder schon mit einem noch kugeligen

Embryo zu thun habe, ist der ganze spätere Kopf in einem kreisrunden Segmente der Keimblase enthalten, welche Form, wie es scheint, in dem Keime aller Wirbelthiere sich wiederfindet, aber auffallender Weise oft auf das Hirn allein bezogen wird. Etwas später, wann der ganze Embryo länglich geworden, und die dem zweiten Kopfsegmentpaare entsprechende Zone bereits als der vordere Rand des cylindrischen Körpers angesehen werden kann, bildet der Vorderkopf in Gestalt einer dicken Platte den vorderen Schluss des Cylinders. Ihre hintere Fläche steht alsdann ziemlich senkrecht, entspricht im Rückentheile genau der Grenze zwischen Mittel- und Hinterhirn und der Chordaspitze, wird darunter zur Vorderwand des Kopfdarmes, welcher zur Zeit erst die Schlundhöhle enthält, und endet ohngefähr an der Stelle der Bauchfläche des Kopfes, wo die epidermoidalen Haftorgane später in der Medianebene zusammenstossen (*Taf. II Fig. 37. 38, Taf. IV Fig. 76—79, Taf. XVI Fig. 286—287*). Die Vorderfläche des Kopfes fällt anfangs schräg nach hinten ab, indem der Kiefertheil unter dem vorragenden Vorderhirne ohne Abgrenzung in die Bauchfläche des Rumpfes übergeht. Aeusserlich markirt sich die hintere Grenze des Vorderkopfes oben durch eine Einsenkung zwischen den genannten Hirntheilen, seitlich durch die seichte Furche, welche die Anlage der ersten Schlundspalte bezeichnet (*Taf. III Fig. 50. 51*). Dadurch, dass die lateralen Stücke des ersten Segmentpaares vom Rückentheile in den Bauch- oder Kiefertheil des Vorderkopfes hinabwachsen, wird die Plattenform desselben in der schon beschriebenen Weise verändert. Indem zwischen dem Stammtheile und dem Unterkieferbogen die Oberkieferwülste und die mittlern Gesichtstheile sich entwickeln, wird der erstere gehoben und seine senkrechte hintere Wand zur flachen Mundhöhlendecke umgewandelt, zwischen den auseinander tretenden Kieferwülsten aber aussen die Mundbucht, nach innen die Mundhöhle angelegt (*Taf. III, XIV, XVI, XVII*). Da aber in der Bildung der Oberkieferwülste die beiderlei Segmente konkurriren, sodass ihre Beschreibung daselbst nicht wohl getrennt werden kann, so werde ich die zuerst angedeutete einfache Eintheilung des Vorderkopfes in einen Stammtheil und Seitentheil dahin abändern, dass ich die erstere Bezeichnung auf die nächste Umgebung der vorderen Hirnhälfte beschränke und die aus ihm hervorwachsenden Gesichtstheile mit dem Unterkieferbogen zusammen bespreche.

Der Stammtheil des Vorderkopfes.

Da ich die Entwickelung des Hirnes und des Auges bereits abgehandelt habe, so sind für den Stammtheil des Vorderkopfes nur noch die Umbildung des inneren Segmentpaares und die zwischen seinen Erzeugnissen und jenen Theilen sich allmählich entwickelnden Lagebeziehungen zu betrachten. Ich knüpfe dazu an die frühere Beschreibung der morphologischen Anlagen des Vorderkopfes an (vgl. S. 225 u. flg.). Anfangs nimmt die vordere Hirnhälfte, welche an ihrem Ende jederseits zur Anlage einer Augenblase ausgebuchtet ist, noch den bei weitem grössten Theil jener Kopfregion ein, und die Oberhaut liegt ihr vorn, oben und theilweise an den Seiten eng an, sodass sie erst im hinteren und unteren Umfange der Augenanlage an die Segmente stösst, welche die ganze hintere Hälfte des Vorderhirns von innen nach aussen und vorn umgreifen (*Taf. VI Fig. 89—107*). Das äussere Segment bedeckt dabei die hintere Aussenseite der Augenanlage, krümmt sich darauf an ihrer Unterseite bis unter das Vorderhirn, um dort als kompakte Masse die entsprechende Hälfte des Kiefertheils auszufüllen (*Taf. VI Fig. 108. 109. Taf. XVI Fig. 286. 287*). Die Masse des Stammsegments liegt nach innen vom äusseren, umgreift von der Chordaspitze aus die Basis des Vorderhirns, um dann rechtwinkelig zu dessen Axe, also ziemlich horizontal nach vorn seine Seitentheile zu umwachsen. Die Gleichmässigkeit dieses Wachsthums wird aber zunächst durch die weite Verbindung zwischen Augenanlage und Vorderhirn oder die verhältnissmässig noch kolossale Sehnervenanlage gehindert, welche daher das Segment in einen oberen und einen unteren Zipfel auslaufen lässt und ihm eine sichelförmige Gestalt verleiht. In dem Masse aber, als sich die Sehnervenanlage zu einem dünnen Strange abwärts zusammenzieht, füllt der obere Zipfel des Stammsegments die dadurch entstehende Spalte zwischen Augenblase und Hirn aus und fliesst vor dem Sehnerven mit dem unteren Zipfel zusammen, sodass alsdann das ganze Stammsegment wieder eine einheitliche nur von jenem Nerven durchbohrte Platte darstellt. Indem die beiderseitigen Platten von ihrem gemeinsamen Ausgangspunkte an der Chordaspitze längs der Schlussseite des Vorderhirns durch die weite mediane Lücke des mittleren Keimblattes geschieden sind, aber bei ihrem Wachsthume nach vorn hinaus am Gewölbtheile des Vorderhirns zur Vereinigung kommen, bilden sie wie alle übrigen Stammsegmente einen rechtwinkelig zur Axe des eingeschlossenen Abschnittes vom Centralnervenorgane gerichteten Ring, welcher aber wegen der Abbiegung des ganzen Vorderkopfes nicht zugleich senkrecht zur übrigen

Körperaxe, sondern ihr parallel oder horizontal liegt. Diese horizontale Ringform kommt jedoch desshalb nicht zu deutlicher Anschauung, weil die beiden ersten Segmente bei ihrem Wachsthum sich auf- und rückwärts bis zum zweiten senkrecht stehenden Segmentpaare ausdehnen, ähnlich wie die Seiten der rechtwinkelig hinuntergebogenen vorderen Hirnhälfte von ihrer kurzen Basis bis zur Schlusslinie der konvexen Decke merklich an Ausdehnung gewinnen. Diese Umbildung des ersten Stammsegmentpaares erfolgt aber nicht so einfach und so rasch, als die eben gegebene Darstellung andeuten dürfte, welche nur den Zweck hat, über die wesentlichen, bleibenden Lagebeziehungen jener Theile zu orientiren. Der Gang der Entwickelung ist vielmehr folgender.

Sowie das Hirn anfangs überhaupt alle Umbildungen der anliegenden Segmenttheile beherrscht, so ist auch, solange an seiner vorderen Hälfte die Breitendimension überwiegt, die Masse des ersten Stammsegments in dem engen Raume über und hinter der Augenanlage zu der erwähnten kompakten, sichelförmigen Anlage zusammengedrängt (*Taf. VI. XVI*). Sobald jedoch das Vorder- und das Mittelhirn auf Kosten ihrer Breite sich nach vorn und oben hervorzuwölben beginnen, verengt sich auch der den Segmenten zugewiesene Raum in querer Richtung, um in der allgemeinen Längsrichtung und in die Höhe zu wachsen. Zugleich legt sich die stärker hervortretende Augenblase mit breiterer Fläche der Oberhaut an und drängt dadurch das äussere Segment vollständig an ihren hinteren Umfang, was natürlich wiederum das Stammsegment in derselben Richtung beeinträchtigt (*Taf. VII Fig. 121—123*). Dafür erhalten die oberen Theile beider Segmente einen freieren Spielraum in der geräumigen Bucht, welche an dem bogenförmigen Uebergange aus dem Hinterhirn in die vordere Hirnhälfte unter dem sich erweiternden Gewölbe, zwischen der verschmälerten Basalhälfte der Hirnröhre und der Oberhaut entsteht. In Folge dessen rücken nun die oberen Wurzeltheile beider Segmente auf- und rückwärts über die Grenze des Vorderkopfes etwas hinaus und kommen an den vorderen Abschnitt des Hinterhirns zu liegen, mit dem ihre Erzeugnisse später in Verbindung zu treten haben, obgleich sie nach ihrer ursprünglichen Lage zur vorderen Hirnhälfte gehören (*Taf. VII Fig. 121. 129. 130*, *Taf. XIV Fig. 246*, *Taf. XVI Fig. 286—289*). Es sondert sich nämlich schon sehr frühe und noch bevor dasselbe im Rumpfe geschieht, in jenen beiden Theilen je eine kompakte spindelförmige Anlage eines Nervenknotens ab, welche beide mit ihren hinteren oberen Enden zusammenstossen und später zum Ganglion Gasseri verschmelzen, nach vorn aber divergiren, sodass die Fortsetzung des äusseren schräg zum

Unterkieferbogen hinabzieht, die des inneren nur wenig gegen die Spalte zwischen Auge und Vorderhirn neigt, im wesentlichen jedoch einen horizontalen Verlauf nimmt (*Taf. XVI*). Die übrige Zellenmasse jener Wurzeltheile beider Segmente, in welche die Doppelanlage des GASSER'schen Nervenknotens eingebettet ist, verwandelt sich in interstitielles Bildungsgewebe und überzieht als solches sowohl das Mittelhirn, wie den Basaltheil des Vorderhirns, an welchem es die Spitze der Wirbelsaite einfasst, um sowohl zur Keimstätte für die Wurzeln des ersten Wirbelbogenpaars zu werden, als auch von dort aus in die davor und darüber entstehende Tasche zwischen dem platten Hirntrichter und der Hinterhirnbasis wuchernd, die bindegewebige quere Leiste zu bilden, welche man seit RATHKE den mittleren Schädelbalken zu nennen pflegt (*Taf. XV Fig. 283. 284, Taf. XVI*). — Die Formbedingungen, in Folge deren das erste Stammsegment anfangs zurückgedrängt wurde, bleiben jedoch nicht lange bestehen, indem durch die allmähliche Ausdehnung der Oberhaut die Zwischenräume zwischen ihr und dem Hirne zunehmen und dadurch die Ausbreitung des Stammsegments gerade nach vorn ermöglichen. Sein oberer Zipfel wächst einmal an der Seite des Vorderhirns in die Höhe, um an dessen Decke eine Fortsetzung der Membrana reuniens superior zu Stande zu bringen, anderseits aber wie erwähnt in den spaltförmigen Raum zwischen dem Augapfel und dem Hirne hinein (*Taf. VII*). Dieser Raum war vorn zuerst dadurch abgeschlossen, dass die dicke Geruchsplatte die anfangs flache Einsenkung zwischen dem Vorderhirn und der Augenblase vollständig ausfüllte. Sobald diese Einsenkung sich spaltförmig vertieft, dringen die Elemente des genannten Segmenttheils in derselben vorwärts und verbinden sich an der Vorderfläche der Sehnervenanlage mit der unteren Segmenthälfte, welche vom Wurzeltheile aus an der unteren Fläche des Auges, zwischen diesem und dem sehr deutlich begrenzten äusseren Segmente ebenfalls bis an die Geruchsplatte sich erstreckt (*Taf. XIII, Taf. XVI Fig. 294–297*). Nachdem auf diese Weise das Stammsegment wieder zu einer Platte geworden, deren Kontinuität durch die nunmehr unwesentliche Lücke für den Durchtritt des Sehnerven nicht mehr beeinträchtigt wird, wächst sie, wie ich schon auseinandergesetzt habe, im allgemeinen gerade vorwärts und bildet, wo sie über die nächste Umgebung des Hirnes hinausgeht, unter Mitbetheiligung des äusseren Segments die entsprechende Hälfte der subepidermoidalen Gesichtstheile. Soweit aber jene Platte im nächsten Bereiche des Centralnervensystems bleibt und den dorsalen Abschnitten der übrigen Stammsegmente entspricht, bildet sie den hier zunächst in Betracht kommenden Stamm- oder Hirn-

theil des Vorderkopfes. Ausser in der genannten vorherrschenden Wachsthumsrichtung breitet sie sich in dünner Schicht nach allen Seiten aus und stösst daher mit der anderseitigen Platte in der Medianebene und zwar nicht nur an der ursprünglichen Grundfläche und der Decke, sondern zuletzt auch an der Schlussseite des Vorderhirns zusammen (S. 367). So verwandelt sich der horizontal liegende erste Segmentring in eine die ganze vordere Hirnhälfte einschliessende Kapsel, welche aber mit einer vorläufigen Schädelkapsel ebensowenig identificirt werden darf als ein Paar Rückensegmente mit einem Wirbel. Denn in jener kapselförmigen Verbindung der beiden ersten Stammsegmente sind ganz dieselben Anlagen enthalten wie in jedem andern Stammsegmente, deren Erkenntniss nur durch die abweichenden Lageverhältnisse der Einzeltheile des Vorderkopfes erschwert wird. Die Anlage des zugehörigen Ganglions, nämlich der inneren Portion des Gasser'schen Nervenknotens habe ich schon beschrieben. Da das erste Stammsegment keine ventrale Ausdehnung gleich der inneren Segmentschicht des Rumpfes erfährt, sondern auf den Rückentheil beschränkt bleibt, so ist es natürlich, dass von jenem Ganglion aus sich nur nach einer Richtung hin ein Nervenstamm fortsetzt; und zwar bringt es die abweichende Richtung der Axe des ganzen Vorderkopfes mit sich, dass sein Stammnerv, indem er wie alle Spinalnerven jene Axe rechtwinkelig kreuzt, mit Rücksicht auf die natürliche Lage des ganzen Körpers horizontal verläuft (*Taf. XVI*). Wenn die Muskelanlage des ersten Stammsegments in ihrer Lage und Anordnung ebenso wie der zugehörige Stammnerv mit den homologen Theilen des Rumpfes übereinstimmen sollte, so müsste sie parallel zur Medianebene liegen und müssten ihre Fasern der Axe des Vorderkopfes parallel, d. h. senkrecht verlaufen. Im grossen und ganzen ist auch eine solche Anordnung nicht zu verkennen, doch tritt der Einfluss des Auges auf die Umbildung des ersten Stammsegments bei den Muskeln desselben früher und stärker hervor als beim Nervenstamme. Die Muskulatur entsteht nämlich aus jenen Theilen des Stammsegments, welche der Innenseite des primitiven Augapfels anliegen und von dort aus ihn in seinem ganzen Umfange lateralwärts umwuchern (*Taf. XIII, XIV, XV Fig. 269. 270*). Daher wird die genannte Muskelanlage, welche übrigens nur bis zum grössten sagittalen Durchschnitte des Auges vordringt, zu einer nach aussen konkaven Form gezwungen und kann, da das Auge hinten und unten von der kompakten Masse des äusseren Segments (Kaumuskeln, Flügelgaumenbogen) umkreist wird und vorn beinahe an die Nasengrube stösst, im allgemeinen nur eine geringe Mächtigkeit besitzen, welche natürlich dadurch

nicht verändert werden kann, dass um die vollendete zusammenhängende Anlage nachträglich weite, von Bildungsgewebe erfüllte Räume sich entwickeln (*Taf. XVI*). Gehen wir nun auf die topographischen Verhältnisse des den Augapfel umgebenden primitiven Orbitalraumes näher ein, so finden wir, dass die stärkste mediale Vorwölbung des Augapfels gegen das Vorderhirn die Mächtigkeit der zwischenliegenden Segmenttheile am meisten beeinträchtigt, sodass in der Mitte der dem Auge angepassten schalenförmigen Vertiefung die Muskelanlage sich überhaupt nicht entwickelt, vielmehr eine sphärisch gekrümmte Zone darstellt, die Anlage der gesammten Augenmuskulatur, welche diese ihre ursprüngliche Form auch im vollendeten Zustande im allgemeinen beibehält, indem sowohl die ganze laterale als ein gewisser Theil der medialen Fläche des Augapfels von Muskeln nicht überdeckt wird (*Taf. XVI Fig. 302*). Die vordere Hälfte dieser Muskelzone ist schon durch ihre Entstehung in dem engen Raume zwischen Auge, Hirn und Nasengrube und in dem dünnen Segmentstreifen unterhalb des Auges flach angelegt. Ihr demselben angepasstes, gekrümmtes Blatt zieht sich am Augenhöhlenboden bis an dessen hintere Grenze hin, wo es später die aus der hinteren Zonenhälfte hervorgehenden Muskeln von unten her verdeckt; an die Oberseite des Augapfels greift es dagegen viel weniger hinüber. Da diese dünne aber breite Muskelplatte an der Vorderwand der Augenhöhle Befestigungspunkte findet, so theilt sie sich natürlich in einen oberen kleineren Abschnitt, der M. obliquus superior, und einen unteren grösseren, welcher sich in der Hauptmasse in den grössesten Augenmuskel, den M. levator bulbi* verwandelt, während der M. obliquus inferior nur als ein abgelöstes Bündel desselben zu betrachten ist. Die hintere Hälfte der ganzen Muskellage ist von Anfang an nicht flach gebildet wie die vordere, sondern nach hinten und oben verdickt und mit einer in gleicher Richtung vorspringenden Ecke versehen (*Taf. XIV Fig. 257, Taf. XV Fig. 270, Taf. XVII Fig. 304*). Im Innern enthält diese Muskelanlage eine spaltförmige, scharfbegrenzte Lücke und erscheint dadurch wie aus Platten zusammengesetzt, welche jene Lücke umschliessen. Drei derselben, nämlich die horizontale obere, die sagittale innere und die quere hintere, stossen in jener anfangs scharf ausgeprägten Ecke pyramidal zusammen, und der zwischen ihnen befindliche Raum wird gegen das Auge durch eine gekrümmte, der Oberfläche des letzteren angepasste Platte abgeschlossen. Zur Zeit, wann die Muskelfasern durch Verschmelzung der

* Für die Benennungen der Augenmuskeln verweise ich auf ECKER Nr. 90 S. 66—70.

länglichen Zellen sich zu bilden beginnen, werden die Kanten der Pyramide und die innere Lücke undeutlich; die ganze Anlage sinkt etwas tiefer hinab und verwandelt sich in einen niedrigen Kegel, dessen Fasern von seiner medialen Spitze gegen den ganzen hinteren Umfang des Auges ausstrahlen (*Taf. XVII Fig. 314. 315*). Es entstehen daraus die Mm. recti und der M. retractor bulbi, sodass es sehr wahrscheinlich ist, dass schon jene erste pyramidale Form der hinteren Muskelhälfte auf die Sonderung der einzelnen Muskeln bestimmend einwirkt, indem die geraden, in je einer Ebene verlaufenden Platten den geraden Augenmuskeln zur Grundlage dienen*, die von ihnen verdeckte gekrümmte Platte aber dem an mehreren Punkten der Augenoberfläche sich inserirenden M. retractor bulbi entspricht, welcher auch im erwachsenen Frosche „innerhalb des von den geraden Augenmuskeln gebildeten Conus gelagert ist" (ECKER S. 67).

Die Ausbildung dieser in verschiedenen sich kreuzenden Richtungen verlaufenden Augenmuskeln bedingt auch die allmählich eintretende Verzweigung des zugehörigen Stammnerven, dessen Wurzel gerade hinter dem Ursprunge der geraden Augenmuskeln liegt (*Taf. XVI. XVII*). Während der ersten Larvenperiode ist nur ein Hauptast desselben vorhanden, der spätere Ramus nasalis nervi trigemini, welcher zwischen der oberen Hälfte des Auges und dem Vorderhirne, später der seitlichen Schädelwand lateralwärts dicht anliegend bis an die Nasenhöhle vordringt, dort aber sich theilt, um die letztere von innen und aussen mit je einem Zweige zu umfassen (*Fig. 302. 314*). Der laterale Zweig bleibt bis in die spätere Larvenzeit oberflächlich liegen, wird alsdann beim Austritte aus der Augenhöhle über dem Gaumenbeinknorpel von einem lateralwärts vordringenden Knorpelflügel der Nasenkapsel umwachsen und verliert sich mit mehreren Ausläufern in der Haut der Zwischenkiefergegend (*Taf. XVIII Fig. 325, Taf. XIX Fig. 335. 342*). Der mediale Zweig, welcher an der Seite des Vorderhirns bleibt und zwischen demselben und der Geruchsplatte den Geruchsnerven überschreitet, durchläuft später die ganze Nasenkapsel längs der medianen Nasenscheidewand, um nach innen und unten von der äusseren Nasenöffnung gleichfalls an die Oberfläche hervorzutreten und dem lateralen Zweige parallel hinabzuziehen, mit dem er Ziel und Endigungsweise gemein hat. Uebrigens mögen von ihm auch die Nasenmuskeln innervirt werden

* Eine besondere Anlage des M. rectus inferior würde entweder fehlen oder übersehen worden sein.

(vgl. Fischer Nr. 82 S. 7). Ausser dieser Endverzweigung entsendet der ungetheilte Stamm unseres Nerven schon in der ersten Larvenperiode ohngefähr aus der Mitte seines orbitalen Verlaufs zwei zarte Zweige gerade aufwärts, welche allerdings mit dem noch zu erwähnenden N. trochlearis anastomosiren, aber medianwärts an den oberen Augenmuskeln vorüberziehen, um sich an der Oberseite des Schädels und in dem oberen Augenlide zu verbreiten. Der erste ausgebildete Ast des Stammnerven des Vorderkopfes ist also ganz vorherrschend ein Empfindungsnerv. Die motorischen Aeste entstehen später, und zwar als neue Fortsätze des zugehörigen Ganglions oder der medialen Hälfte des Gasserschen Knotens, also in derselben Weise wie die dorsalen Aeste der Spinalnerven sich entwickeln (vgl. S. 485). Am deutlichsten habe ich dies hinsichtlich des N. abducens und N. trochlearis an jungen Larven erkannt, welche eben in die zweite Periode eingetreten waren (*Taf. XIX Fig. 344*). Der N. abducens entspringt von der Unterseite des Ganglions mit einer verdickten Wurzel, welche zahlreiche Ganglienkugeln enthält, sodass der Stamm des Nerven sich offenbar allmählich aus dem Ganglion herauszieht. Er ist dem N. nasalis dicht angeschmiegt, und durchsetzt daher mit ihm gemeinsam die quere Knorpelwand, welche sich zwischen die Nervenwurzeln des Vorderkopfs und deren weitern Verlauf einschiebt (Schläfenflügelknorpel s. unten). In der Augengrube wendet er sich dicht am M. rectus inferior vorbei lateralwärts zum M. rectus externus. Der N. trochlearis geht ebenfalls mit ganglionärer Wurzel aus der Oberseite desselben Ganglions hervor, steigt aber hinter dem Schläfenflügelknorpel nach vorn an, um erst dann die seitliche Schädelwand, sobald sie gebildet ist, lateralwärts zu durchsetzen und an ihr entlang zum oberen schiefen Augenmuskel zu gelangen. Auf diesem Wege anastomosirt er mit dem ersten Orbitalzweige des N. nasalis dort, wo die beiden Nerven sich kreuzen.* Die erste Entstehung des N. oculomotorius habe ich überhaupt nicht verfolgen können, weil er bis zu

* An dem Präparate, welches meiner Abbildung zu Grunde lag, war diese Anastomose in Folge der unvermeidlichen Verschiebung der weichen Theile während der schwierigen Entfernung des Schläfenflügelknorpels nicht zu erkennen. Diese Verschiebung täuschte mich damals auch in der Deutung der Nerven, indem ich den N. lateralis capitis superior, welchen ich erst weiter unten beschreiben werde, für den bereits abgelösten N. trochlearis, diesen für einen zweiten N. oculomotorius hielt. Daher stammt die irrige Bezeichnung *nt* für den Seitennerv, *no* für den Rollmuskelnerv. Bei der Nachuntersuchung, welche ich für diese Theile wie für die meisten anderen längere Zeit nach der ersten Beobachtung ausführte, erhielt ich von jungen Froschlarven (3—4 Mm Länge ohne den Schwanz), indem ich jenen Knorpel im Präparate liess, klarere Bilder, auf welche meine Beschreibung sich wesentlich stützt.

seinem Eintritt in die Augengrube zwischen den zusammenstossenden Ursprüngen der geraden Augenmuskeln hervor theils durch diese, theils durch den N. nasalis und den Knorpel verdeckt wird. Wenn man jedoch überlegt, dass die Wurzel des N. oculomotorius anfangs dem Ganglion der bisher genannten Nerven dicht anliegt, dass ferner sein oberer Zweig bei den Salamandrinen durch einen Zweig des N. nasalis vertreten wird (Fischer Nr. 82 S. 26. 27), dass endlich bei Pipa dieser letztere Nerv neben dem N. oculomotorius die meisten Augenmuskeln gleichfalls versorgt (a. a. O. S. 16), so wird es sehr wahrscheinlich, dass der N. oculomotorius ebenso wie die anderen Augenmuskelnerven eine Abzweigung der gemeinsamen Nervenanlage des ersten Stammsegments ist. — Im Stammtheile des Vorderkopfes kommen noch zwei Nervenpaare vor, je ein Gaumennerv und ein Hautnerv, welche aber aus dem ersten Stammsegmente nicht hervorgehen und daher später beschrieben werden sollen.

Diejenigen Theile des ersten Stammsegments, welche zur Bildung der beschriebenen Muskeln und Nerven nicht verwendet werden, verwandeln sich sehr frühe in interstitielles Bildungsgewebe, welches sowohl die bindegewebigen Theile des Vorderkopfes, die Hirnhäute und Gefässe, die verschiedenen Hüllen des Auges, das Gerüst des Glaskörpers u. s. w., als auch die Skelettheile liefert. Die ersteren habe ich schon theils im Abschnitte über die Sinnesorgane, theils bei der Darstellung der allgemeinen Histiogenese ausreichend besprochen. Auch die Entwickelung der Knorpelkapsel, welche vom ersten Bogenpaare der hinteren Schädelbasis aus die ganze vordere Hirnhälfte unten und seitlich umwächst, wurde im allgemeinen und nach ihrer histiologischen Seite dargestellt (S. 360. 367. 368), sodass nur mehr Einzelheiten unerwähnt blieben. — Die ursprüngliche Grundlage des ganzen Schädels besteht erstens in der hinteren Schädelbasis, einer die Wirbelsaite einschliessenden Knorpeltafel, in welcher ich gleichwie an den Rumpfwirbeln einen Axentheil, die Wirbelsaite mit ihrer äusseren Scheide, und die den Wirbelbögen homologen Seitenplatten unterscheide; dazu kommen noch die zwei Bogenpaare, welche als Fortsetzungen dieser Seitenplatten an dem vorderen und hinteren Ende derselben dort die anatomische Vorderhirnbasis, hier einen Theil des Hinterhirns seitlich umgreifen und endlich ringförmig umschliessen (*Taf. XVII Fig. 324. 327. 331*). Das vordere Bogenpaar gehört also dem in Rede stehenden ersten Körpersegmente an; es bildet den ersten Wirbelbogen, welcher in Uebereinstimmung mit der ganzen Lage dieses Segments horizontal liegt, aber einen entsprechend gelagerten Wirbelkörperabschnitt entbehrt, da das einen solchen erzeugende Axengebilde,

die Wirbelsaite, aus dem Vorderkopfe sich bis zur vorderen Grenze des Hinterkopfes zurückzog. Das erste Stammsegment enthält also nicht sowohl die Anlage eines vollständigen Wirbels, sondern nur eines Wirbelbogens, dessen Wurzeln mit dem Axentheile der übrigen Kopfwirbelreihe verbunden sind. Dass dieser Wirbelbogen anfangs nicht unter dem Niveau der anatomischen Vorderhirnbasis liegt, wie man von ihm als Grundlage der vorderen Schädelbasis annehmen könnte, geht schon daraus hervor, dass seine Ursprungsstelle oder die Chordaspitze an die embryonale Vorderhirnbasis (Hirntrichter) stösst (*Taf. XVI Fig. 303, Taf. XVII Fig. 314—316*). Sein querer Wurzeltheil umgreift diese Basis jederseits in einem flachen, nach vorn konkaven Bogen, welcher nach innen vom Gasser'schen Nervenknoten gerade bis zum gemeinsamen Ausgangspunkte der geraden Augenmuskeln reicht, durch den sein Verlauf abgelenkt wird (a. a. O.). Hinter diesem Muskelursprunge biegt sich nämlich der Wirbelbogen abwärts, um dicht unter demselben und dem davor liegenden Sehnerven an den Seitenrand der anatomischen Vorderhirnbasis zu gelangen. Anfangs folgt er aber der letzteren nicht bis zu ihrem Vorderrande, sondern krümmt sich noch hinter dem eben angelegten Riechnerven abwärts in den unterdessen hervorgewachsenen und mehr unter als vor dem künftigen Zwischenhirn befindlichen Gesichtstheil. Dabei sind beide Wirbelbogenhälften gegen einander konkav gekrümmt, also mit ihren vorderen Enden einander genähert; zwischen ihnen spannt sich die hautartige Zellenschicht aus, welche in Verbindung mit dem sie haltenden Knorpelrahmen die Anlage der vorderen Schädelbasis darstellt. Diese reicht also zuerst nicht so weit nach vorn als das von ihr getragene Vorderhirn; erst dadurch, dass dieses gegenüber den anderen Theilen des Vorderkopfes im Wachsthum etwas zurückbleibt, schiebt sie sich allmählich bis unter das vordere Ende der Grosshirnlappen vor, wo ihre Ränder, eben die Wirbelbogenhälften, sich bis zur Berührung einander nähern und so einen vollständigen Wirbelbogenring bilden (*a. a. O. und Taf. XV Fig. 284, Taf. XXI Fig. 377*). Da die Geruchsorgane bei dieser Ausdehnung der vorderen Schädelbasis an die Vorderseite des Grosshirns verschoben werden, so ist es verständlich, dass alsdann die Wurzeln der Geruchsnerven den Wirbelbogen nicht mehr seitlich, sondern an seiner Schlussseite überschreiten. Gleich darauf beginnt auch die Bildung der Seitentheile der vorderen Hirnkapsel, welche im Anschlusse an den Wirbelbogen gerade aufwärts wachsen und dabei für die ihre Anlage quer durchsetzenden Gebilde ebenso wie die Schädelbasis Lücken frei lassen. Von diesen verdienen ausser den Oeffnungen für den Austritt der Geruchs-, Seh- und

Augenmuskelnerven noch besonders erwähnt zu werden die Lücken, durch welche jederseits die Ursprungsenden der geraden Augenmuskeln und hinter ihnen die beiden inneren Karotiden in die Hirnkapsel eindringen (*Taf. XVI Fig. 297, Taf. XVII Fig. 314—316, Taf. XVIII Fig. 327*). Jene Muskelursprünge biegen sich vor und über dem queren Wurzelstücke des Wirbelbogenknorpels etwas rückwärts an dessen Innenfläche und befestigen sich daher eigentlich an der seitlichen Innenwand der Bucht, welche die Schädelbasis vor der Chordaspitze unter dem Einflusse des nach unten vorragenden Basaltheils vom Vorderhirne bildet. Später ziehen sie sich in die Schädelwand selbst zurück, so dass sie gleichsam nur eine Lücke derselben ausfüllen; im vollständig entwickelten Thiere endlich werden sie durch Knorpelmasse an die Aussenfläche der seitlichen Schädelwand verdrängt, und behält nur noch der N. oculomotorius an der Stelle der früher gleichmässig weiten Lücke ein kleines Durchtrittsloch. Die Karotiden treten hinter den Ursprüngen der Mm. recti aber dicht unterhalb der Wirbelbogenwurzeln in die Hirnkapsel ein, sodass durch diese Muskelursprünge und Gefässe der Verlauf des ursprünglichen Wirbelbogens auch späterhin bestimmt werden kann. Denn wenn derselbe während des grössten Theils des Larvenlebens in dem Rande jener Bucht und weiter nach vorn in dem verdickten Seitenrande der vorderen Schädelbasis leicht zu erkennen ist, so gleichen sich diese Unterschiede zwischen den eigentlichen Grundlagen des Schädels und den sekundär sich daran schliessenden Knorpeltafeln später vollständig aus, sodass sie schon an dem sogenannten Primordialkranium der noch ganz jungen Thiere nicht mehr unmittelbar unterschieden werden können. Verfolgt man nun die Ausdehnung und die Grenzen der Seitenwände der vorderen Hirnkapsel, so vermisst man an ihnen eine solche vollständige und kontinuirliche Fortsetzung in die Seitenwände des hinteren Schädeltheils, wie sie an den Basaltheilen beider Schädelhälften stattfindet. Zunächst sieht man leicht ein, dass sie nur so weit dem ursprünglichen Wirbelbogen aufsitzen können, als dieser zur Seite des Vorderhirns hinzieht, und dort aufhören müssen, wo die Wurzeltheile jener Knorpelspangen sich medianwärts unter das Hirn biegen, um sich an der Chordaspitze zu vereinigen (*Taf. XVIII Fig. 324. 326. 327*). Diese Stelle liegt dicht hinter dem Ursprunge der geraden Augenmuskeln; ebendaselbst erreicht aber auch die Knorpelplatte des ersten äusseren Segments, welches, wie erwähnt, mit seinem Wurzeltheile sich medianwärts hinter das zugehörige Stammsegment einschob, den Wirbelbogen desselben, um mit ihm zu verschmelzen (a. a. O. und Taf. XVII

Fig. 314. 315). Dieses Wurzelstück des Skeletgürtels des ersten äusseren Segments, welches ich aus später zu erörternden Gründen den grossen oder Schläfen-Flügelknorpel nenne, ist eine senkrecht und quer gestellte Platte, welche vom Wirbelbogen aufwärts auch mit dem hinteren Rande der vorderen Hirnkapsel zusammenfliesst, sodass deren Seitenwand an ihrer hinteren Grenze mit einer beinahe rechtwinkeligen Krümmung nach aussen fortgesetzt erscheint. Auf diese Weise schliesst der Schläfenflügelknorpel den Raum, welcher zugleich einer Augenhöhle und Schläfengrube entspricht, nach hinten ab und bildet ferner eine Scheidewand zwischen dem GASSER'schen Nervenknoten und allen übrigen Segmenttheilen des Vorderkopfes. Da aber die Nerven dieses Ganglions nach vorn verlaufen, so müssen sie, soweit sie sich nicht schon frühzeitig medianwärts entfernt haben, wie der N. oculomotorius und N. trochlearis, jene Scheidewand entweder durchsetzen oder überschreiten. Ersteres geschieht durch die Nn. nasalis und abducens, die von dem Schläfenflügelknorpel dicht an seinem Uebergange in die vordere Schädelkapsel umwachsen werden; der zum äusseren Segment gehörige Nervenstamm der lateralen Portion des GASSER'schen Ganglions bleibt aber frei auf dem oberen, medianwärts etwas ausgeschweiften Rande des Schläfenflügelknorpels liegen, und krümmt sich erst von dort aus seitwärts auf die Oberfläche des Schläfenmuskels, wo er sich sofort in die beiden Kiefernerven spaltet. — Anfangs befindet sich zwischen dem Schläfenflügelknorpel oder der hinteren Wand oder Schläfen-Augengrube und dem Gehörbläschen ein merklicher, von dem GASSER'schen Nervenknoten und dem Wurzeltheile des zweiten Kopfsegments (Ganglion des N. facialis und N. palatinus) ausgefüllter Zwischenraum, welcher nach aussen offen daliegt, da der entsprechende Abschnitt der Schädelbasis kaum angelegt ist, also von einer lateralen Fortsetzung derselben zur Bildung einer Seitenwand nicht die Rede sein kann (*Taf. XVII. XVIII*). In dem Masse aber, als der Hinterkopf in seinem Längenwachsthum durchaus hinter dem Vorderkopfe zurückbleibt, wird jene Oeffnung nicht nur relativ, sondern durch die Vergrösserung der knorpeligen Ohrkapsel auch thatsächlich kleiner, sodass die nach hinten ausgebogene laterale Hälfte des Schläfenflügelknorpels endlich die knorpelige Ohrkapsel berührt und auf diese Weise den seitlichen Abschluss des Hirnraumes hinter der Schläfen-Augengrube bis auf eine an der Schädelbasis zurückbleibende Lücke herbeiführt (*Taf. XVIII Fig. 329. 331*). Medianwärts von jener Verbindung bleibt ein etwa dreieckiger Raum als seitliche Ausbuchtung der Schädelhöhle bestehen; von den Ganglien, welche ihn einnehmen, entsendet

das hintere, zum zweiten Segment gehörige seinen Nervenstamm durch die erwähnte Lücke am Boden der Schädelbucht nach aussen. Es erhellt aus dieser Beschreibung und den Abbildungen, dass der Schläfenflügelknorpel die seitliche Schädelwand unmittelbar vor der Ohrkapsel allein bildet, dass also im Vorderkopfe ein Skelettheil des äusseren Segments sich der ursprünglichen Schädelanlage, welche in einem Wirbelbogenpaar und den sich aus demselben entwickelnden Bildungen besteht, zur Umschliessung des Hirnes an- und so in die Zusammensetzung des definitiven Schädels einfügt. Dabei offenbart sich wiederum das Hinübergreifen von dorsalen Theilen des Vorderkopfes in die Region des Hinterkopfes, und dem Nerven- und Skelettheil folgt darin schliesslich ein Muskel, indem der Ursprung des M. temporalis sich vollständig auf die Oberseite der Ohrkapsel verschiebt (*Taf. XIX Fig. 337. 342*). Hinter dem Schläfenflügelknorpel wird die seitliche Schädelwand ebenfalls durch einen nicht zum Wirbelsystem gehörigen Theil, die Ohrkapsel, gebildet, und erst nach dieser doppelten, ansehnlichen Unterbrechung schliesst wieder eine Wirbelbogenbildung, nämlich das ringförmig verbundene hintere Bogenpaar der Schädelbasis, den Schädel auch seitlich ganz allein ab. — An der Herstellung des knorpeligen S c h ä d e l d a c h s, welches ich bisher noch nicht erwähnt habe, betheiligen sich nur die Wirbelbogenhomologa oder ihre Fortsetzungen. Der obere Rand der vorderen knorpeligen Hirnkapsel überragt die Oberseite des Vorderhirns mit einem ganz unbedeutenden, medianwärts umgebogenen und zugeschärften Streifen, während das Perichondrium von einer Seite kontinuirlich zur anderen hinüberzieht, gerade so wie ich es von den aufeinanderfolgenden Wirbelbögen des Rumpfes beschrieb (*Taf. XVIII Fig. 331. Taf. XIX Fig. 337. 347*). Dieser horizontale Knorpelstreifen nimmt an metamorphosirten Thieren an Breite zu, geht aber über die Form eines eine weite mittlere Lücke umschliessenden Saumes auch am vorderen Schädeldach ganz erwachsener Thiere nicht hinaus. Rückwärts setzt sich jener Knorpelrand anfangs in den konkaven oberen Rand des Schläfenflügelknorpels fort; während aber dieser unverändert bleibt, wächst der erstere noch in der Larvenzeit über dessen Niveau in die Höhe und nach hinten und aussen zu einer horizontalen Platte aus, welche ich den k l e i n e n oder O r b i t a l - F l ü g e l k n o r p e l nenne. Er bildet die etwa dreiekige Decke der lateralen Ausbuchtung der Schädelhöhle zwischen der Ohrkapsel und dem Schläfenflügelknorpel; sein vorderer Seitenrand legt sich über den Ausschnitt des letzteren und verwandelt ihn in eine Austrittsöffnung für den Kiefernervenstamm, die äussere Ecke und der

hintere Seitenrand verschmelzen dagegen theils mit dem Schläfenflügelknorpel, theils mit der Ohrkapsel. Dieser entlang zieht sich nun eine Fortsetzung des Orbitalflügelknorpels nach hinten und trifft mit einem ebensolchen vorwärts wachsenden Fortsatze des hinteren Wirbelbogenringes zusammen, sodass auch am hinteren Schädeldache ein lateraler Knorpelsaum entsteht. Zugleich wächst etwa aus der Mitte des medialen Randes des Orbitalflügelknorpels ein schmaler Knorpelzipfel hervor, welcher in querer Richtung unter dem häutigen Schädeldache, d. h. unter der erwähnten Fortsetzung des Perichondriums, mit dem anderseitigen zu einer queren Brücke zusammenstösst. Indem diese Bildung ganz augenscheinlich der Vordergrenze des rückwärts verschobenen paarigen Mittelhirngewölbes folgt, ist die Mitte jener Brücke nach hinten in einen Zipfel ausgezogen, welchem eine ähnliche mediane Spitze des hinteren Wirbelbogenringes entgegenwächst. Nachdem daraus auch eine mediane Knorpelbrücke entstanden, bilden alle Knorpeltheile des Schädeldaches einen Rahmen, der durch eine quere Brücke in einen grösseren vorderen und kleineren hinteren Abschnitt getheilt ist, von denen der letztere wiederum durch den medianen Knorpelstreif in zwei Seitenhälften zerfällt. Die grosse unpaare Lücke des vorderen Theils entspricht dem Vorderhirne, die zwei kleineren hinteren den Mittelhirnhemisphären; nach aussen werden diese knorpelfreien Stellen bloss durch das kontinuirlich darüber hinziehende Perichondrium verdeckt, welches, soweit die Lücken erhalten bleiben, über ihnen die einzige Grundlage des Schädels bildet. Aber sowie jene Lücken nicht aus einer nachträglichen Auflösung innerhalb einer kontinuirlichen Knorpeltafel, sondern aus der Verbindung schmaler Knorpelstreifen hervorgehen, nimmt ihre Grösse im Verlaufe des Lebens nicht zu, sondern gerade ab; dies bezieht sich namentlich auf die beiden hinteren Lücken, welche zuletzt zu kleinen Löchern werden (vergl. Ecker No. 90 S. 34). Das perichondrale häutige Schädeldach, welches ich mit der ähnlichen Bildung in der vorderen Hälfte der horizontalen Wirbelbogenabschnitte des Rumpfes verglich, verknöchert in der Folge gleichfalls, jedoch mit anderem Erfolge. In den Wirbelbögen des Rumpfes schliesst sich der betreffende Faserknochen an die vollständige knöcherne Hülse an, in welcher die knorpeligen Wirbelbögen stecken, um endlich einer inneren Verknöcherung Platz zu machen; am Schädeldache bleibt aber die Knochenbildung einseitig und erzeugt dadurch zwei symmetrische Platten (Ossa frontoparietalia Ecker a. a. O. S. 31), welche dem unveränderten Knorpel nur äusserlich angefügt erscheinen.

Der Unterkieferbogen und der Gesichtstheil des Vorderkopfes.

Der Umfang und die Begrenzung des von mir so genannten Gesichtstheils ist aus dem Vorangehenden leicht zu ersehen: er umfasst die Nasen-, Zwischenkiefer- und Oberkiefergegend, während das Auge wegen seiner Lage und der Bedeutung seiner Muskeln zum Stammtheile im engeren Sinne gehört. Der Gesichtstheil entsteht wesentlich durch eine Fortentwickelung des Vorderendes des ersten Stammsegmentpaares; weil aber der Kiefertheil in eigenthümlicher Weise an jener Bildung theilnimmt, werde ich dessen Entwickelung zuerst betrachten.

Aus der Beschreibung der ersten Umbildung des Vorderkopfes (S. 225—228) wird man sich erinnern, dass das äussere Segment nach seinen topographischen Verhältnissen in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt zerfällt, obgleich seine Erzeugnisse kontinuirlich aus dem einen in den anderen übergehen und daher in ihrer Hauptmasse als Unterkieferbogen aufgefasst werden können.* Jene Unterscheidung beruht aber darauf, dass die obere Hälfte des Segments im Hirntheile des Vorderkopfes, also über der Mundhöhle liegen bleibt, die ventrale Hälfte aber nach der vollendeten Drehung der Kieferwülste die Mundhöhle seitlich und von unten umschliesst und dort nach der Zusammenziehung der Seitenplatte nach oben dem Darmblatte unmittelbar anliegt (*Taf. VII Fig. 128. 129*). Von der Grenze beider Abschnitte geht dann noch ein kleiner Theil des äusseren Segments schräg vor- und aufwärts in den Oberkieferwulst hinein (lateraler Gesichtsfortsatz), welcher sich keilförmig zwischen Hirn- und Kiefertheil entwickelt (*Taf. XVI Fig. 288—291*). — Der dorsale Abschnitt des äusseren Segments oder des Unterkieferbogens geräth durch die Ausdehnung der Augenblase hinter dieselbe und die ihr anliegenden Muskelanlagen des Stammsegments. Sein oberster Zipfel verbindet sich darauf unter Verwandlung in die spindelförmige Anlage eines Nervenknotens mit dem analogen Theile des Stammsegments zum GASSER'schen Doppelganglion. Doch bemerkte ich bereits, dass, während die aus der inneren Portion der letzteren entspringenden Zweige des ersten Stammnerven ziemlich horizontal nach vorn verlaufen, der aus der äusseren Portion hervorgehende Kiefernerven-

* Ich werde die epithelialen Bildungen des Darmblattes und der Oberhaut, soweit sie nur durch Flächenausbreitung am allgemeinen Wachsthum theilnehmen, hier unberücksichtigt lassen.

stamm steil gegen die Unterseite des Auges hinabzieht. Die Embryonalzellen, welche diese Nervenanlage des äusseren Segments umgeben, und überhaupt die ganze Rindenschicht der Segmentmasse verwandeln sich in interstitielles Bildungsgewebe. Unterhalb des Ganglions hebt sich alsdann die centrale Masse als ein kompakter dicker Zellenstrang gegenüber dem schon gelockerten umgebenden Bildungsgewebe ab, welcher etwa von der halben Augenhöhe an sich der hinteren Oberfläche des Auges nähert, dasselbe bis nach unten umgreift und darauf zur Seite der Mundhöhle abwärts zieht, wobei er sich gegen sein unteres Ende verschmächtigt. Dieser durch seine zusammengedrängten und längere Zeit mit Dotter gefüllten Elemente leicht kenntliche Zellenstrang ist die Anlage für die Muskeln des Unterkieferbogens, sodass also die Nerven und Muskeln im äusseren Segmente ebenso wie im Stammsegmente von allen Geweben zuerst angelegt erscheinen. Um aber die Gliederung dieser Muskelanlage zu verstehen, muss man die Veränderungen im Verlaufe des Unterkieferbogens berücksichtigen. Er umschliesst die Mundhöhle anfangs mit zwei abwärts bogenförmig konvergirenden Hälften. In dem Masse jedoch, als sich der rinnenförmige Mundhöhlenboden ebnet und verbreitert, erfährt der ventrale Abschnitt des Unterkieferbogens in der Höhe jenes Bodens eine Knickung; darüber bleibt er in der seitlichen Mundhöhlenwand sagittal gelagert, darunter biegt er sich aber horizontal unter den Mundhöhlenboden und kommt so mit seinem Gegenstücke in eine Fläche zu liegen (*Taf. VII Fig. 129, Taf. XIII Fig. 231, Taf. XIV Fig. 257, Taf. XV Fig. 270*). Nach dieser Umbildung des Unterkieferbogens kann man selbstverständlich nicht mehr von einem dorsalen und ventralen Abschnitte desselben reden, sondern nur einen ventralen, horizontal liegenden und einen lateralen, bis in den Rückentheil hinaufreichenden Abschnitt unterscheiden, deren Axen sich nunmehr rechtwinkelig schneiden. Dem entsprechend sondert sich auch die dicke strangförmige Muskelanlage in einen längeren oberen Theil, welcher bis zum Niveau des Mundhöhlenbodens steil hinabsteigt, und einen kleineren horizontalen Theil unter demselben. Der erstere spaltet sich alsbald in zwei Hälften. Die äussere oder die Anlage des M. temporalis beginnt mit breitem Ursprungsrande hinter dem Kiefernervenstamme; weiter abwärts gliedert sich der M. masseter seitlich von ihr ab (a. a. O. und *Taf. XVIII Fig. 331*). Die innere Hälfte oder der M. pterygoideus liegt der hinteren Augenfläche, also auch den betreffenden Augenmuskeln ziemlich dicht an und tritt erst am Augenhöhlenboden lateralwärts hervor, um mit seinem lateralen Rande sich unter den M. temporalis zu schieben.

Die untere Muskelanlage entwickelt einen Antagonisten der genannten Kaumuskeln oder einen Oeffner des Mundes, den M. submentalis, welcher jederseits nach innen und etwas rückwärts zieht. Während die Muskelfasern dieser Anlagen sich durch Zellenverschmelzung auszubilden beginnen, wächst der Kiefernervenstamm in zwei Aeste aus, welche bis unter die hintere Augenhälfte neben einander liegen bleiben, von dort an aber so auseinandergehen, dass der laterale oder untere Kiefernerv (R. maxillaris inferior n. trigemini) über die vordere Fläche des M. temporalis schräg nach aussen und unten verläuft, um die Kiefermuskeln zu versorgen, der mediale obere Kiefernerv (R. maxillaris superior n. trigemini) dagegen unter dem Auge nach vorn in die Oberkiefergegend (lateraler Gesichtsfortsatz) hinabzieht, wo er oberflächlich gelegen in der Haut und vielleicht dem oberen Lippenmuskel seine Endigung findet (*Taf. XVI Fig. 294, Taf. XVIII Fig. 325—327*). Diese Kiefernerven sind schon mitten in der ersten Larvenperiode kenntlich; zu gleicher Zeit erscheinen die ersten Anlagen für die knorpeligen Skelettheile des ganzen Unterkieferbogens. Da die Gliederung desselben in einen lateralen und ventralen Theil alsdann vollendet ist, so wird die Knorpelanlage des ventralen Theils oder der Unterkiefer von Anfang an quer unter der Mundhöhle liegen, diejenige des lateralen Theils oder das gesammte Kiefersuspensorium von oben herab unter einem rechten Winkel auf das laterale Unterkieferende stossen; beide Anlagen werden sehr frühzeitig in Knorpel verwandelt (*Taf. XV Fig. 270. 271, Taf. XVI Fig. 299—303*). Da der ganze ventrale Theil des Unterkieferbogens alsbald unter reichlicher Entwickelung eines weitmaschigen oder mit grossen Lymphräumen versehenen Bindegewebes stark aufgetrieben wird, so nimmt der knorpelige Unterkiefer nur den kleinen oberen Theil des ganzen Raumes unmittelbar unter der queren Scheidewand ein, welche die innere Mundhöhle und die äussere Mundbucht trennt, sodass er zwischen der inneren und äusseren Bekleidung des ganzen Bogens, d. h. zwischen Darmblatt und Oberhaut eingeschlossen liegt. Sowie aber der ganze ventrale Unterkieferbogen noch längere Zeit einen medianen Einschnitt behält, die letzte Spur seiner Entwickelung aus zwei konvergirenden Hälften und folglich eine Art Fortsetzung oder Ausläufer der Mundbucht, so verläuft auch die cylindrische Anlage des Unterkiefers nicht geradlinig von einer Seite zur anderen, sondern besteht aus zwei Seitenhälften, welche hinter jenem Einschnitte in einer rückwärts und abwärts gerichteten Spitze zusammentreffen, von dort aus aber lateralwärts einen nach vorn konvexen Bogen beschreiben, dessen Ende wieder

nach aussen umgebogen ist, sodass jede Unterkieferhälfte S-förmig gekrümmt erscheint (*Taf. XVII Fig. 318. 319*). Jenes laterale Ende umgreift den hinabziehenden Muskelstrang von hinten her und zwar, da es im Niveau des Mundhöhlenbodens die Grenze des Bauchtheils vom Unterkieferbogen gegen dessen Seitentheil bildet, gerade an der Stelle, wo die dicke obere Muskelmasse (Mm. pterygoideus, temporalis, masseter) in die schmächtigere untere Fortsetzung (M. submentalis) übergeht (*Taf. XV. Fig. 269. 270*). Allmählich schiebt sich aber dieses quere Unterkieferstück zwischen die anfangs zusammenhängenden Enden beider Muskelmassen und trennt sie dadurch vollständig. Die Kaumuskeln befestigen sich an ihm an der ursprünglichen Berührungsstelle, d. h. etwas medianwärts von seinem äusersten Ende (*Taf. XVIII*). Die beiden einwärts gerichteten Hälften des M. submentalis rücken indessen gegen die Medianebene vor und vereinigen sich schliesslich zu einem einzigen queren Muskel, welcher die Enden der Mm. geniohyoidei von unten verdeckt (vergl. S. 465. 467) und deren Ansatzstellen, nämlich das eingeknickte Mittelstück des Unterkiefers von hinten her umgreift, indem er seine bleibenden Insertionen jederseits nach aussen von dem Scheitel der konvexen Krümmung des Unterkiefers findet (*Taf. XX Fig. 363*). Wie schon aus den Ansätzen dieser Muskeln hervorgeht, muss der M. submentalis die lateralen Abschnitte des Unterkiefers einander zu nähern suchen, während die Mm. geniohyoidei die beiden Schenkel des eingeknickten Mittelstückes, an denen sie sich befestigen, rückwärts ziehen müssen. Da nun der Unterkiefer jederseits in der sich allmählich ausbildenden Gelenkverbindung mit dem Suspensorium einen festen Drehpunkt besitzt, so sind jene Muskelwirkungen nur ausführbar bei einer zusammengesetzten Bewegung jeder Unterkieferhälfte, wobei ihre Seitenstücke bei einer Drehung nach hinten ihre medialen Enden rückwärts nähern und zugleich das Mittelstück stärker einknicken. Dies setzt aber nothwendig voraus oder veranlasst die Bildung dreier, wenngleich unvollkommener Gelenke des ganzen Unterkiefers in den Zwischenräumen der vier Muskelansätze, also am Scheitel der beiden konvexen Krümmungen und an der medianen Spitze. In Folge dessen muss man am Unterkiefer unserer Larven zwei Paare symmetrischer Stücke unterscheiden, zwei kleinere mediale und zwei grössere laterale, von denen jene nach hinten und unten, diese in horizontaler Lage nach vorn konvergiren. Diese ursprüngliche Stellung der Seiten- und Mittelstücke des Unterkiefers, wobei die Mundhöhle eine ziemlich weite Lichtung besitzt und die Mundränder von einander abstehen, entspricht auch bei der ihre Kiefer

bereits bewegenden Larve dem Zustande bei geöffnetem Munde. Wird er geschlossen, so tritt eine sehr auffallende Lageveränderung der Unterkieferstücke ein, welche ich jedoch erst nach der Beschreibung des gesammten Bewegungsapparats der Kiefer erörtern kann.

Das Suspensorium des Unterkiefers ist eine vielfach gebogene, mit mehreren Fortsätzen versehene Knorpelplatte, welche desshalb an den jüngsten Larven, welche eine plastische Zergliederung noch nicht gestatten, in einzelnen Durchschnitten nur unvollständig dargestellt werden kann. Doch ergibt sich ihr Bau ohne Schwierigkeit aus ihrer Entwickelungsgeschichte, welche die einzelnen Theile erst nacheinander auftreten lässt und zum Ganzen fügt. Ihre erste Anlage, zugleich ihr Hauptstück, ist eine relativ dünne und sich erst allmählich verbreiternde Platte, welche an der Hinter- und Aussenseite der Heber des Unterkiefers schräg nach vorn hinabzieht und in zwei dicke Gelenktheile ausläuft (*Taf. XVI Fig. 300*). Der eine liegt in der angegebenen Richtung, stösst auf den Unterkiefer und artikulirt mit ihm auswärts von der Insertion jener Muskeln. Seine geschweifte Gelenkfläche sieht nach innen, vorn und unten, sodass das eingefügte Unterkieferende bei der Ausführung seiner Bewegungen am seitlichen Ausweichen aus dem Gelenke verhindert wird (*Taf. XVIII Fig. 324. 327. 329. 331*). Der zweite Gelenktheil wächst aus der unteren Hälfte des Suspensoriums nach hinten und unten hervor und besteht in einem niedrigen aber breiten Stumpfe, dessen Ende eine Gelenkgrube enthält, in welche der flache vordere Seitenhöcker des grossen Zungenbeinhorns sich einsenkt. Im oberen Theile geht die ganze Knorpelplatte oder der Q u a d r a t b e i n k n o r p e l hinter dem dorsalen Ende des M. temporalis medianwärts in den schon früher beschriebenen Schläfenflügelknorpel über, welcher sich allmählich in den Schädel einfügt (S. 633). Der Uebergang beider Theile in einander ist ein durchaus kontinuirlicher, unmerklicher, und ihre Unterscheidung ist nicht genetisch, sondern durch das spätere Verhalten begründet und gerechtfertigt. Oben und seitwärts an der konkav gebogenen Vorderfläche des Schläfenflügelknorpels befestigt sich der M. temporalis in flacher Ausbreitung, um sich abwärts zu einem rundlichen Bauche zusammenzuziehen, dessen Ende den Unterkiefer von oben etwas umgreifend sich an dessen Vorderfläche ansetzt. Der M. temporalis rollt daher das Seitenstück des Unterkiefers nach oben und hinten um, während er es zurückzieht. Ein lateraler, ziemlich starker Bündel inserirt sich während der Larvenzeit an dem noch zu beschreibenden, unmittelbar davor liegenden Oberkieferknorpel. Die mediale Fläche des

Schläfenflügelknorpels, an welcher die einzelnen Aeste des Stammnerven und der Kiefernervenstamm aus der Schädelhöhle in die Augengrube eintreten, bleibt frei; sein unterer Rand dagegen dient dem M. pterygoideus zum Ursprunge, dessen Insertionsende sich unter den M. temporalis schlägt und nach aussen von dessen Ansatzstelle, hart neben dem Unterkiefergelenk sich am Unterkiefer befestigt. Ausser den genannten Theilen entwickelt der Quadratbeinknorpel noch zwei Fortsätze: die Flügelgaumenplatte und den Jochfortsatz. Der letztere ist eine dreieckige Knorpelplatte, welche am Aussenrande des Quadratbeinknorpels über und vor dem Zungenbeingelenke mit breiter Basis entspringt, die Kaumuskeln lateralwärts verdeckt und mit ihrer Spitze vor- und aufwärts gerichtet ist (*Taf. XVII Fig. 316, Taf. XVIII Fig. 324—327. 331, Taf. XIX Fig. 335—337*). Von der Innenfläche des Jochfortsatzes entspringt der kurze M. masseter mit zwei Bündeln; sie convergiren nach innen, vorn und unten und erreichen lateralwärts vom M. temporalis das Seitenstück des Unterkiefers, welches sie umrollen und zurückziehen, d. h. in einer Kegelfläche, deren Spitze im Hauptgelenke liegt, auf- und rückwärts bewegen helfen, wobei das geknickte Mittelstück des Unterkiefers etwas quer gestreckt wird. Die Aussenfläche des Jochfortsatzes dient dem zum Zungenbeinbogen gehörigen breiten M. depressor ossis hyoidei zum Ursprunge; von ihm bedeckt und mit ihm sich kreuzend zieht der gleichfalls aus dem zweiten äusseren Segmente hervorgehende M. depressor mandibulae von der Hinterfläche des Quadratbeinknorpels zwischen dem Jochfortsatze und dem Zungenbeingelenke zum äussersten Ende des Unterkiefers hinab (a. a. O. und *Taf. XVI Fig. 294. 299*). Dicht unter seinem Ansatze liegt derjenige des M. levator ossis hyoidei, welcher horizontal vom Ende des grossen Zungenbeinhorns kommt. — Aehnlich wie der Jochfortsatz am Aussenrande des Quadratbeinknorpels, wächst die Flügelgaumenplatte an seinem Innenrande hervor; sie liegt dem Darmblatte, soweit es die seitliche Auskleidung der Mundhöhle bildet, dicht an, steigt also unter den Kaumuskeln und medianwärts von ihnen in gleichmässiger Breite vorwärts auf und verschmilzt mit dem ersten Wirbelbogen, dem späteren Seitenrande der Schädelbasis (*Taf. XVI Fig. 296. 302, Taf. XVII Fig. 316. 317, Taf. XVIII Fig. 324. 331*). Diese Verbindung rückt während der Ausdehnung der Schädelbasis endlich so weit vor, dass die Flügelgaumenplatte die innere Nasenöffnung von hinten begrenzt. Auf diese Weise umgibt das Knorpelstück, welches ich zuerst ganz allgemein als Suspensorium des Unterkiefers bezeichnete, indem es sich mit der Mitte und dem

Vorderende der ganzen seitlichen Schädelwand verbindet, eine Oeffnung, welche den Boden der Schläfenaugengrube einnimmt und durch Bindegewebe und Muskeln ausgefüllt wird. Aus der Verbindung der Flügelgaumenplatte und der Schädelwand entwickelt sich weiterhin eine hinter der Nasenkapsel aufsteigende Leiste; sie wird unter Einschliessung des äusseren Zweiges vom N. nasalis vom Orbitalfortsatze des Nasenknorpels bedeckt und beide bilden alsdann eine niedrige vordere Wand der Augenhöhle *(Taf. XVII Fig. 331, Taf. XIX Fig. 342. 343).* Vervollständigt wird dieselbe durch straffes Bindegewebe, welches von ihr zum Jochfortsatze sich erstreckend (Jochbogen) zugleich die von letzterem dargestellte Seitenwand der Schläfenaugengrube ergänzt. Die hintere und die innere Wand derselben Grube (laterale Schädelwand, Schläfenflügelknorpel) habe ich bereits beschrieben. Es besitzt also schon die Larve eine gut begrenzte Schläfenaugengrube, deren vorderer innerer Theil vom Auge und dessen vom ersten Stammsegmente gelieferten Muskeln und Nerven, der hintere und äussere Theil von den Muskeln und Nerven des ersten äusseren Segments eingenommen wird.

Die Betrachtung der Flügelgaumenplatte führt naturgemäss zur Entwickelungsgeschichte des zuletzt angelegten und ausgebildeten Theils des Vorderkopfes, nämlich des Gesichtstheils; denn jene Knorpelplatte entsteht bereits in dem am Aufbaue des Gesichts betheiligten lateralen Gesichtsfortsatze des äusseren Segments. Da das Gehirn und damit der ganze Rückentheil des Vorderkopfes anfangs den Unterkieferbogen nach vorn überragt, so muss alsdann die ganze Vorderfläche des Kopfes schräg nach hinten abfallen. Aus dieser schrägen Kopfseite wächst nun der Gesichtstheil der Larve hervor. Betrachtet man das äussere Relief dieser Kopfregion an verschiedenen Larven der ersten Periode, wobei also der Blick den Kopf von vorn und unten treffen muss, so kann man folgende Entwickelungsstufen der Gesichtsbildung unterscheiden. Zur Zeit, wenn das Centralnervensystem eben in der Schliessung begriffen ist, wird die ganze Vorderseite des Kopfes unter der Oberhaut nur von zwei Hauptanlagen eingenommen: die durch die Augenanlagen verbreiterte, in dieser Ansicht ohngefähr dreieckige vordere Hirnhälfte bildet den oberen Theil, die sich darunter hinziehenden, in einem flachen Bogen zusammenstossenden Kieferwülste den unteren Theil der Gesichtsgegend *(Taf. III Fig. 45).* Zwischen beiden und in der Medianebene liegt eine Einsenkung, gleichsam eine Erweiterung der trichterförmigen Anlage des Hirnanhangs, welche seitlich am unteren Rande des Hirns in je eine flache Furche, den Anfang der Nasengrube, ausläuft,

abwärts aber sich zwischen die Kieferwülste fortsetzt und so die Anlage der äusseren Mundbucht herstellt. Während der seitlichen Abplattung des ganzen Kopfes verändert sich das äussere Bild ganz auffallend *(Fig. 46)*. Der vorderste Abschnitt des Vorderhirns erscheint als ein schmaler Vorsprung zwischen den vertieften, aufwärts gerichteten Nasengruben, welche unter jenem Vorsprunge durch rinnenförmige Fortsetzungen mit dem obersten Ende der Mundbucht oder der Anlage des Hirnanhangs zusammenhängen (vgl. S. 318. 330). Darunter ist der flache Bogen der Kieferwülste durch die ansehnliche Höhenzunahme auf Kosten der Breite unkenntlich geworden, und seine Stelle nehmen dann paarige seitliche Wülste und die beiden ventralen Hälften des Unterkieferbogens ein, unter denen die beiden vorher auseinanderstehenden Haftorgane zusammengestossen sind. Die folgende Entwickelungsstufe zeigt Veränderungen vorherrschend in der Umgebung der Nasengrube *(Fig. 47)*. Die sie mit der Mundbucht verbindenden Furchen sind ausgeglichen oder nur noch schwach angedeutet, die Gruben selbst durch paarig zwischen ihnen und dem Vorderhirn hervortretende Fortsätze von einander entfernt; diese letzteren aber verbinden sich miteinander in der Medianebene, anderseits lateral- und abwärts unter den Nasengruben mit den oben bezeichneten seitlichen Wülsten, sodass aus diesen vier Vorsprüngen endlich ein gewölbtes Dach der Mundbucht hervorwächst, welches sich mit seinen seitlichen Enden auf den Unterkieferbogen stützt und mit ihm die äussere Mundöffnung umschliesst *(Fig. 48)*. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung schwindet dieses durch die Umbildung der einzelnen Segmenttheile hervorgerufene Relief des Gesichts, indem die Oberhaut durch die weiten Lymphräume des subepidermoidalen Bindegewebes ziemlich gleichmässig aufgetrieben wird *(Fig. 49)*. — Hält man sich nun an die eben gegebene Uebersicht der äusseren Erscheinungen bei der Entwickelung des Gesichts, welche bisher für die Bildungsgeschichte des letzteren massgebend waren, so würde jeder mit der Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere einigermassen Vertraute in der ersten der angeführten Entwickelungsstufen einen einfachen unter dem Hirn hinziehenden Unterkieferbogen, darauf zwei seitlich daraus hervorwachsende „Oberkieferwülste" und ferner einen zwischen den Nasengruben erst einfach, dann paarig hervorwuchernden „Stirnfortsatz" zu erkennen glauben. Eine solche Deutung wäre aber sowohl im Vergleiche mit anderen Wirbelthierembryonen falsch als auch an sich für die Erkenntniss der betreffenden Entwickelungsvorgänge von geringem oder gar keinem Werthe, und ich halte gerade die genannten Erscheinungen bei der

Bildung des Batrachiergesichts für besonders geeignet die Unvollkommenheit der bisher geübten Methode darzulegen, welche die Entwickelungsgeschichte des Gesichts zum grössten Theile auf die Beschreibung des äusseren Reliefs beschränkte. Fürs erste kann der laterale oder Oberkieferwulst der Batrachier dem Oberkieferfortsatze anderer Wirbelthierembryonen gar nicht verglichen werden, da er sowohl das Homologon des letzteren, den lateralen Gesichtsfortsatz des äusseren Segments, als auch eine dem sogenannten „seitlichen Stirnfortsatze" oder „äusseren Nasenfortsatze"*) entsprechende Fortsetzung des inneren Segments enthält, welche Theile aber äusserlich allerdings nicht geschieden erscheinen (*Taf. XVI Fig. 295. 296*). Ferner scheint es mir unpassend, den lateralen Gesichtsfortsatz (Oberkieferfortsatz aut.) aus dem Unterkieferbogen abzuleiten, da die nähere Untersuchung ergibt, dass beide Theile gleichzeitig und neben einander sich aus dem indifferenten Kieferwulste absondern (*Taf. XVI Fig. 288 u. flg*). Endlich ist der „mittlere Stirnfortsatz" wenigstens im Anfange seines Bestehens nur der Ausdruck des vorragenden Vorderhirns und sind in seinem Innern die für das Gesicht bestimmten Theile des mittleren Keimblattes kaum spurweise enthalten (*Taf. XIV Fig. 251, Taf. XVII Fig. 305*). Ueberdies muss ich aber die bisher üblichen Bezeichnungen zurückweisen, weil sie falschen Voraussetzungen über die Bedeutung der Theile entsprangen. In dem allerdings nur bei den Batrachiern vorkommenden ungesonderten Oberkieferwulste sind freilich die Grundlagen für die ganze Oberkiefergegend enthalten, nicht aber bloss in seinem äusseren Theile, welcher bei anderen Wirbelthierembryonen als Oberkieferfortsatz bekannt ist. Denn der Oberkieferknorpel unserer Larven entsteht, wie ich gleich zeigen werde, mit der Hauptmasse des Gesichts aus den beiderlei „Stirnfortsätzen." Dieser letztere Ausdruck ist aber nicht nur für den in den Oberkieferwulst eingehenden Theil des Stammsegments unzulässig, da derselbe zur Stirn in gar keiner Beziehung steht (vgl. Kölliker a. a. O.), sondern auch für den mittleren, zwischen den Nasengruben gelegenen Theil unpassend, weil derselbe auch nicht einmal theilweise „aus dem Schädeldache" hervorwächst, sondern unter dem Hirn hervor umfänglich sich zu entwickeln beginnt, während zwischen der Oberhaut und dem Vorderhirngewölbe eine Grundlage der späteren Stirntheile entweder noch gar nicht oder doch nur in den spärlichen Andeutungen eines interstitiellen Bil-

* Dieser Fortsatz legt sich keilförmig zwischen den „Oberkieferfortsatz" und den „mittleren Stirnfortsatz" (vgl. Kölliker No. 48 S. 211).

dungsgewebes vorhanden ist (*Taf. XVI Fig. 293. 298. 303*). Die sogenannten Stirnfortsätze und die Stirnanlagen sind vielmehr als Erzeugnisse des das Centralnervenorgan über seiner Axe umwachsenden Stammsegments gleicherweise Homologa der Membrana reuniens superior des Rumpfes und daher genetisch durchaus koordinirte Sonderungen derselben Grundlage; und wenn man an ihnen wie gewöhnlich die Skelettheile zunächst ins Auge fasst, so ist die Stirnwand oder das Schädeldach vielmehr als Fortsetzung der Schädelbasis und ihrer Ausläufer in den Gesichtstheil zu betrachten als umgekehrt. Und da die beiderlei Stirn- oder Nasenfortsätze, obgleich sie anfangs äusserlich durch die Nasengrube und ihre zur Mundbucht hinabziehende Furche geschieden erscheinen, in der Folge gar keine entsprechend gesonderten anatomischen Theile entwickeln, sondern in durchaus gemeinsamer Arbeit das Gesichtsskelet entwickeln, so wähle ich für beide den gemeinsamen und ganz allgemeinen Namen des medialen Gesichtsfortsatzes. — Es werden auf diese Weise die Bildungsanlagen des Gesichts nicht nach dem äusseren Relief, sondern nach ihrem Ursprunge aus den Segmenttheilen unterschieden; der mediale Gesichtsfortsatz, welcher mit zwei Schenkeln die Nasengrube umwächst, ist eine Bildung des Stammsegments, der laterale Gesichtsfortsatz des äusseren Segments (Aussentheil des ganzen Oberkieferwulstes) legt sich nur von aussen und hinten dem ersteren an. Die Bedeutung dieser Lagebeziehungen erhellt aber erst vollständig, sobald wir die Ursachen der genannten Fortsatzbildungen uns klar zu machen suchen.

Das durch die Sehnervenanlage anfänglich getheilte Stammsegment fliesst vor dem Auge, zwischen diesem, der Geruchsplatte und dem Vorderhirne wieder zusammen, um von dort aus in alle anstossenden, zwischen den genannten Organen und der Oberhaut befindlichen spaltartigen Räume hineinzuwachsen (*Taf. XVI Fig. 288 u. flg.*). Dies ist eben die ungetheilte Wurzel des medialen Gesichtsfortsatzes. Sie erstreckt sich nun nicht gleichmässig über die ganze Fläche des anliegenden Vorderhirnabschnittes, sondern läuft aufwärts in eine verdünnte Zellenlage, eben die erste Stirnanlage, aus, während ihre grössere Masse sich gerade um die vordere anatomische Hirnbasis ansammelt, um darauf schräg vor- und abwärts auszuwachsen. Diese ungleichmässige Anordnung der mit einer Membrana reuniens superior zu vergleichenden Theile des Vorderkopfes hängt unzweifelhaft aufs innigste zusammen mit dessen komplicirten Lagebeziehungen. Die Bildung des Vorderhirngewölbes ist dabei nicht in erster Linie massgebend: denn sie ist in der in Rede stehenden Periode noch un-

bedeutend, und anderseits liegt jenes Gewölbe im Uebergange zur Schlussseite des Hirns der Oberhaut ursprünglich ebenso eng an wie weiter oben. Von entscheidender Bedeutung für die Bildung des mittleren Gesichtsfortsatzes scheint mir aber der Umstand zu sein, dass das erste äussere Segmentpaar das Hirn nicht vorwärts umkreist, sondern durch die mediane Scheidewand des Kiefertheils in dessen seitliche Taschen gedrängt nach unten auswächst. Der daraus hervorgehende Unterkieferbogen bildet also mit dem horizontal auswachsenden Vorderhirne einen Winkel, welcher aber durch die zwischen beiden Theilen ausgespannte Oberhaut äusserlich verdeckt wird. Dieser durch die Einsenkung der Mundbucht gewissermassen in eine Falte verwandelte Oberhautabschnitt umschliesst einen von der Seite gesehen dreieckigen Raum, welcher für die Ausbreitung der angrenzenden Segmenttheile die günstigsten Formbedingungen darbietet, also auch ihre Richtung bestimmt. Aus der vorangegangenen Beschreibung wird man erkennen, dass diese neuentstehende Kopfregion äusserlich durch den Oberkieferwulst bezeichnet wird, und ferner verstehen, warum sie trotz ihrer topographischen Einheit von zwei Seiten her ganz verschiedene und durch embryonale Lymphräume deutlich gesonderte Segmenttheile erhält. Dieser Inhalt des Oberkieferwulstes wächst eben nicht aus einer einheitlichen Wurzel im Grunde des oben bezeichneten Winkels hervor, sondern das Stammsegment wie das äussere Segment entsenden in den sich neben ihnen neu eröffnenden Raum Ausläufer ihrer noch indifferenten Bildungsmassen, welche daher für das eine von oben, vorn und innen (medialer Gesichtsfortsatz), für das andere von unten, hinten und aussen herkommen (lateraler Gesichtsfortsatz) und bei weiterer Ausbreitung sich auch entsprechend decken. Da jedoch die bezeichnete Abhebung der Oberhaut vom Hirntheile des Vorderkopfes sich selbstverständlich nicht auf die Aussenseite beschränkt, sondern gleicherweise dessen laterale Bauchseite betrifft, soweit ihr nicht durch die mediane Mundbucht Grenzen gesteckt werden, so entwickelt sich der mediale Gesichtsfortsatz nicht nur lateralwärts von der entgegenstehenden Nasengrube (seitlicher Stirnfortsatz, äusserer Nasenfortsatz), sondern auch medianwärts von ihr nach unten und vorn (mittlerer Stirnfortsatz); und da beide Schenkel des Fortsatzes durch die Nasengrube ebenso wie weiter rückwärts das Stammsegment durch den Sehnerven nur zeitweilig getrennt erscheinen, sehr bald aber um die Nasenhöhle herum kontinuirlich zusammenfliessen, so ist ihre Zusammenfassung zu e i n e m medialen Gesichtsfortsatze auf jeder Körperseite gerechtfertigt.

Nach dieser Darstellung des ursächlichen Zusammenhangs der embryo-

nalen Gesichtsbildung mit den ursprünglich im Vorderkopfe enthaltenen Formbedingungen wende ich mich zur speciellen Entwickelungsgeschichte des Gesichtstheils. — Die Grenzen des medialen Gesichtsfortsatzes lassen sich auf- und rückwärts nicht bestimmt angeben, da er dort kontinuirlich in die schon betrachteten, das Vorderhirn und das Auge umgebenden Stammsegmenttheile übergeht. Abwärts bleibt er gegen den lateralen Gesichtsfortsatz des äusseren Segments so lange, bis die histiologische Sonderung der einzelnen Anlagen angefangen hat, durch deutliche Spalten getrennt, und daher lassen sich auch seine späteren Erzeugnisse leicht bestimmen (*Taf. XVI*). Von seiner Wurzel aus umwächst der mediale Gesichtsfortsatz zuerst die davor liegende Geruchsplatte, wobei deren dem Vorderhirn angeschmiegte konvexe Fläche seine Masse in einen oberen und einen unteren Strang theilt, zwischen denen der Geruchsnerv sich absondert (*Taf. XIII Fig. 223. 227—229, Taf. XV Fig. 266—268*). Nachdem diese Stränge sich vor dem Geruchsnerven wieder vereinigt haben, ist die Kontinuität des ganzen Fortsatzes in derselben Weise wiederhergestellt, wie der Sehnerv den älteren Theil des Stammsegments nur zeitweilig spaltete. Die laterale Umwachsung des Geruchsorgans fällt mit der Herstellung einer wirklichen Nasengrube zusammen. Ich habe früher gezeigt (S. 330), dass die Nasengrube nicht aus einer Einstülpung der Geruchsplatte, sondern dadurch entsteht, dass die Oberhaut zuerst am oberen und hinteren Umfange jener Platte mit einer freien Falte nach vorn auswächst und indem sie dadurch der medialen Geruchsplatte eine seitliche Nasenplatte entgegenstellt, zwischen beiden die anfangs enge Nasenhöhle erzeugt (*Taf. XVII*). In diese Oberhautfalte dringen auch sofort Theile des Gesichtsfortsatzes vom Stammsegmente von hinten ein, welche die epitheliale Auskleidung der Nasenhöhle nunmehr von innen, oben und aussen kontinuirlich umgeben. Nur der Boden der Nasengrube entwickelt sich später als ihre Seitenwand, indem die früher erwähnte rinnenförmige untere Fortsetzung der Grube in die Mundbucht die beiden Seitenwände während einiger Zeit als getrennte Vorsprünge, eben die beiderlei Stirn- oder Nasenfortsätze, erscheinen lässt (*Taf. III*). Diese kurzdauernde Erscheinung wird aber bei den Batrachiern nicht dadurch aufgehoben, dass die beiden Vorsprünge jene Furche wie bei den Amnioten überbrücken; dieselbe wird vielmehr von hinten her ausgeglichen, indem die beiden durch sie getrennten Theile des medialen Gesichtsfortsatzes von ihrer gemeinsamen Wurzel hinter der Nasengrube aus und unter entsprechender Vortreibung der Oberhaut successiv nach vorn zusammenwachsen. Auf diese Weise erhält die Nasengrube einen

Boden und wird in einen Blindsack verwandelt, dessen Oeffnung in dem Masse, als sie vorgeschoben wird, sich zugleich verengt. In der Folge scheint diese äussere Nasenöffnung successiv nach oben zu rücken; diese Lageveränderung ist aber keine thatsächliche, sondern bloss eine relative und dadurch hervorgerufen, dass der die Nasengrube nunmehr vollständig umschliessende mediale Gesichtsfortsatz in einer gleich näher zu erläuternden Weise sich rasch vor- und abwärts ausdehnt, also sein Rand sich von der Nasenöffnung entfernt, welche durch die ganze mit dem Hirn verbundene Nasengrube an ihrer früheren Stelle zurückgehalten und nur durch den darunter entstehenden Gesichtstheil aufwärts gekehrt wird. Der Grund der blind endigenden Nasengrube verlängert sich unterdessen abwärts und einwärts gegen die Mundbucht; bevor er aber mit ihrer Oberhautauskleidung verschmelzen kann, hat sich die innere Mundhöhle mit der sie quer verschliessenden Scheidewand in Folge jenes starken Vorwachsens des Gesichtsfortsatzes so weit vorgeschoben, dass jener untere hintere Zipfel der Nasenhöhle dicht hinter der queren Scheidewand in die eigentliche Mundhöhle durchbricht (*Taf. XV Fig. 268, Taf. XVIII Fig. 320—323*).

Wenn ich eben von einem vor- und abwärts gerichteten Wachsthume des medialen Gesichtsfortsatzes sprach, so ist dies nicht so zu verstehen, als wenn derselbe in der angegebenen Richtung frei hervorwucherte. Aus der Darstellung, welche ich vom Kausalzusammenhange der Gesichtsbildung mit den allgemeinen im Vorderkopfe enthaltenen Formbedingungen gab, geht hervor, dass der Ueberschuss von indifferentem Bildungsmaterial am Vorderende des Stammsegments die bequemsten Bedingungen zu seiner Ausbreitung in der weiten Oberhautfalte findet, welche jederseits zwischen der Vorderhirnbasis und dem Unterkieferbogen sich ausspannt und die Mundbucht seitlich begrenzt. Der mediale Gesichtsfortsatz des Stammsegments breitet sich daher während der Umwachsung der Nasengrube zugleich abwärts und rückwärts in jener Falte (Oberkieferwulst, Seitenwand der Mundbucht) gegen den Unterkieferbogen aus. Dabei füllt er die seiner Wurzel am nächsten liegenden vorderen und oberen Theile des wulstigen Mundbuchtrandes zuerst und ausschliesslich aus, um sich gegen den Unterkieferbogen etwas zu verschmächtigen, während der ihm entgegenwachsende laterale Gesichtsfortsatz des äusseren Segments seine Hauptmasse hinter dem ersteren entwickelt und auf den genannten wulstigen Rand nur seitlich mit verdünntem Saume übergreift (*Taf. XVI Fig. 288 u. flg*). Da dem seitlichen Mundbuchtrande oder dem Oberkieferwulste durch die frühzeitig beginnende Einwärtsbiegung des ventralen Abschnittes vom Unterkiefer-

bogen eine bestimmte untere Grenze gesteckt wird, so endet auch der in ihm enthaltene mediale Gesichtsfortsatz an derselben Stelle und geht darauf mit dem Unterkieferbogen die schon kurz erwähnte innige aber vergängliche Verbindung ein (Oberkieferknorpel und M. temporalis). Der hintere innere Rand unseres Fortsatzes, welcher vom Augenhöhlenboden ziemlich steil zu jener Stelle hinzieht, bleibt von den dahinter liegenden Kaumuskeln längere Zeit durch embryonale Lymphräume deutlich getrennt. Die Hauptmasse des Fortsatzes ist daher im ganzen Umfange der Nasengrube und im seitlichen oberen Mundbuchtrande zu suchen. Diese beiderseitigen Randwülste divergiren anfangs von ihrer oberen Verbindung nur wenig abwärts, umfassen also eine median gestreckte Mundbucht, welche oben am Ausgangspunkte der Anlage des Hirnanhangs beginnt und unten in die beide Unterkieferhälften scheidende Furche ausläuft (*Taf. III*). In dem Masse, als die letzteren sich quer stellen und dadurch die Mundbucht mit ihrer Scheidewand verbreitern, nimmt auch die Divergenz der oberen Randwülste zu, sodass sie endlich die quergezogene Mundbucht ganz flach überragen und in der Medianebene immer mehr zu einem kontinuirlichen schirmähnlichen Dach zusammenfliessen, welches von einer Seite zur anderen gekrümmt die Mundbucht von vorn her verdeckt (*Taf. XVI Fig. 303*). Die äussere Mundöffnung wird dadurch natürlich nach unten gerichtet. Die breite Basis dieses Daches geht zwischen und unter den Nasenhöhlen in die Gegend der vorderen Schädelbasis und der vorderen Schädelwand über; unmittelbar hinter jenen Höhlen steigt sie zum Unterkieferbogen hinab, auf den sich die lateralen Enden des Daches in der Nähe des Unterkiefergelenks gleichsam stützen.

Anfangs schickt das Stammsegment in den medialen Gesichtsfortsatz nur interstitielles Bildungsgewebe hinein. Sobald aber die beiden Wirbelbogenhälften des Vorderkopfes angelegt sind, erscheint auch sofort eine Fortsetzung derselben in den medialen Gesichtsfortsätzen oder dem Dache der Mundbucht, wo sie an seiner Innenseite der Oberhaut dicht anliegen (*Taf. XVI Fig. 303, Taf. XVII Fig. 316—318*). Solange aber dieser Gesichtstheil noch unter dem Zwischenhirne entspringt, die künftige Schädelbasis über den Sehnervenursprung wenig hinausreicht, stehen die konvergirenden Wirbelbogenhälften auch beim Uebergange in den Gesichtstheil, wo sie lateralwärts die inneren Nasenmündungen unmittelbar begrenzen, ziemlich weit auseinander und wachsen im Mundbuchtdache divergirend nach aussen und unten, sodass ihre abgeplatteten Enden an dessen unterster Grenze sich dem Unterkiefergelenke nähern. Wäh-

rend die Schädelbasis und damit die Basis des medialen Gesichtsfortsatzes sich bis unter das vordere Hirnende vorschieben, verbinden sich dort die Wirbelbogenhälften ringförmig; und von diesem vorderen Schlusse der Schädelbasis oder der Wurzel der vorderen Schädelwand setzt sich die Verschmelzung der Bogenhälften noch in den Gesichtstheil fort und bildet dadurch die unpaare mediane Wurzel oder die Stammplatte des Gesichtsskelets (*Taf. XV Fig. 284, Taf. XVIII Fig. 324. 326. 327. 331, Taf. XIX Fig. 337. 343*). Mit den ursprünglichen Hälften dieser Stammplatte sind auch die ihnen anliegenden inneren Nasenöffnungen nach vorn und medianwärts gerückt, sodass sie endlich zur Seite der Stammplatte liegen. Dabei haben die eigentlichen Nasenhöhlen ihre Lage in gleichem Sinne verändert und lagern daher jederseits vor der Schädelkapsel nahe bei einander auf den Seitentheilen der Stammplatte. Zwischen ihnen entwickelt sich später von der Stammplatte aus eine mediane Knorpelwand, die Nasenscheidewand, während die übrigen die Nasenhöhlen später umgebenden Knorpelstücke selbstständige Bildungen sind, ähnlich den Knorpelkapseln des Gehörorgans und des Auges. — Aus der Stammplatte treten die beiden Wirbelbogenhälften wieder divergirend hervor; indem sie sich aber abwärts gekrümmt dem Rande des Mundbuchtdaches nähern, erleiden sie gewissermassen eine Knickung gegen die Medianebene und stossen mit den dadurch gebildeten Vorsprüngen an jenem Rande zusammen, ehe sie längs desselben nach beiden Seiten diametral auseinanderfahren. Diese ihre Seitenflügel, welche durch eine rasch zunehmende Abplattung und Verbreiterung eine ohngefähr viereckige Gestalt mit geschweiften Rändern erhalten, sondern sich alsbald durch einen Einschnitt von den medialen Theilen ab und verdienen alsdann die Bezeichnung von Oberkieferknorpeln. Denn indem sie sich dem Mundbuchtdache entsprechend nach hinten umbiegen, stösst ihre laterale obere Ecke an das Insertionsende des M. temporalis und verbindet sich mit einem Bündel desselben, einem zeitweiligen M. retrahens maxillae superioris, sodass die fragliche Knorpelplatte den lateralen oberen Mundrand bis zum Unterkieferbogen umzieht. Dann ergeben sich aber die beiden medialen Knorpelstücke, welche in der Mitte des oberen Mundrandes zusammenstossen, seitlich in den Oberkiefer, aufwärts rückwärts um eine mediane Spalte herum in die Nasenscheidewand übergehen, als die Hälften des Zwischenkiefers. — Auf diese Weise entsteht die ganze knorpelige Grundlage des vorderen Gesichtsskelets aus den Enden des ersten Wirbelbogenpaars, soweit sie über den Wirbelbogenring hinauswachsen; und wenn die ganze subepidermoidale Masse des medialen

Gesichtstheils mit der Membrana reuniens des Hinterkopfes und Rumpfes verglichen werden kann, so darf man jenes ursprüngliche Gesichtsskelet als Homologon der Darmfortsätze der Rumpfwirbel betrachten, welche allerdings bei unserem Thiere in den knorpeligen Spitzen der queren Bogenstücke nur angedeutet sind.

Der laterale Gesichtsfortsatz des äusseren Segments ist theils in die Tiefe des Oberkieferwulstes, theils auf dessen untere Aussenseite verwiesen (*Taf. XVI*). Am erstgenannten Orte entsteht die schon beschriebene Flügelgaumenplatte als Brücke vom Unterkieferbogen zur Schädelbasis. Aussen zwischen demselben und dem Mundbuchtdache erzeugt der laterale Gesichtsfortsatz vorherrschend interstitielles Bildungsgewebe; nur sein unterster Theil, welcher vom Ende des lateralen Unterkieferbogens nach vorn ausstrahlt, verwandelt sich in spärliche Muskelbündel. Doch wird diese dünne Muskellage von der im oberen Mundrande überwiegenden Masse des medialen Gesichtsfortsatzes so weit hinabgedrängt, dass der anfangs stumpfe seitliche Mundwinkel, indem er sich allmählich zuspitzend quer vorrückt, jene nach vorn ausstrahlende Muskelschicht in zwei Hälften theilt, von denen nur die obere die Seite des Mundbuchtdaches bedeckt, die andere unter dem Mundwinkel in den queren Unterkieferwulst verschoben wird (*Taf. XVII Fig. 318. 319, Taf. XVIII Fig. 326. 328. 331*). Beide Muskeln entspringen mit schlanken Sehnen von der Mitte der vorderen Fläche des lateralen Unterkieferstückes; um aber ihre Insertionen am oberen und unteren Mundrande zu verstehen, muss man die besondere Umbildung der letzteren kennen lernen. — Wenn das Knorpelgerüst des Gesichtstheils anfangs in der Tiefe desselben, an seiner visceralen Seite liegt, so wird der nicht unansehnliche Raum zwischen demselben und der vorgewölbten äusseren Oberhaut theils von den Nasenhöhlen eingenommen, zum grösseren Theile aber von einem bindegewebigen Balkenwerke durchzogen, dessen Stränge nach vorn ausstrahlen und sehr weite Lymphräume zwischen sich frei lassen (*Taf. XV Fig. 283, Taf. XVI Fig. 302. 303*). Dieses lockere und leicht verschiebbare Gewebe erfüllt also auch den ganzen wulstigen Mundrand, dessen Oberhaut dagegen resistenter ist, da sie schon sehr frühe verdickt erscheint. Diese Verdickung zieht sich vom unteren Rande des Zwischen- und Oberkieferknorpels an deren hintere viscerale Fläche hinüber, wo beide Theile so innig zusammenhängen, dass eine Trennung derselben ohne wesentliche Beschädigung des einen oder anderen nur selten gelingt. Eine ähnliche Oberhautverdickung befindet sich auf dem vorgewölbten Theile des ventralen Unterkieferbogens, dicht unter

dem Mittelstücke des Unterkiefers, deren obere Fortsetzung dem letzteren ebenfalls angelöthet ist. Beide Oberhautbildungen oder die Hornlippen der Larve gehen lateralwärts mit einem Umschlag in einander über, und zwar in einem solchen Abstande von der Medianebene, dass die Seitenstücke des Unterkiefers zum grössten Theile und von den Oberkieferknorpeln die hinteren Fortsätze frei bleiben (*Taf. XVIII Fig. 329*). Diese Hornplatten entwickeln, soweit sie nicht mit den Kieferknorpeln verwachsen sind, einige parallele Querreihen von sogenannten Hornzähnen, deren Entwickelungsgeschichte und Histiologie mir zu fern lag, um sie genauer zu untersuchen (vgl. Vogt, Leydig, Schulze). Jede Hornplatte besteht also aus zwei Theilen, dem unbeweglich an den betreffenden Kieferknorpel befestigten und dem davon nach vorn abgehenden, zähnetragenden Theile, welcher nach innen mit dem beschriebenen lockeren Bindegewebe in Verbindung steht und daher am Knorpelrande wie an einem Charnier bewegt werden kann (*Fig. 326–331*). Bevor die Larven zu fressen anfangen, stehen diese beweglichen Theile beider Lippen so zu einander, dass die obere Platte mit ihrer konkaven Fläche schräg nach unten und hinten sieht, die untere nach vorn und in Folge einer dem eingeknickten Mittelstücke des Unterkiefers entsprechenden Einbiegung etwas nach oben gekehrt ist. Und da die Ansatzlinien beider Lippen kürzer sind als ihre freien Aussenränder, so umschliessen sie in der bezeichneten Periode einen von zwei Seiten her etwas zusammengedrückten trichterförmigen Raum; diese ihre Stellung deutet daher ebenso wie die schon erwähnte gleichzeitige Lage des Kiefergerüstes den Zustand des mässig weit geöffneten Mundes an, welcher zunächst in die vorherrschend im oberen Theile entwickelte Mundbucht oder den Raum vor dem Unterkiefer und den hinteren Nasenöffnungen, und nach dem alsbald erfolgenden Durchbruche und Schwunde der queren Scheidewand in die ganze eröffnete Mundhöhle führt (*Taf. XX Fig. 352–356*). An die bezeichneten Hornlippen setzen sich nun die beiden dünnen Muskeln an, welche als ein nachträglich gespaltenes Erzeugniss des lateralen Gesichtsfortsatzes betrachtet werden können. Der obere Lippenmuskel, M. constrictor labii superioris, schlägt sich um den hinteren Seitenrand des Oberkieferknorpels und strahlt über dessen Seitenfläche fächerförmig gegen den Rand der Oberlippe aus, welche er hebt und da ihre Enden befestigt sind, stärker krümmt. Aehnlich inserirt sich der andere Lippenmuskel an der unteren Hornlippe, welche durch ihn gleichfalls gekrümmt wird; er wird vom unteren Kiefernerven versorgt, welcher wahrscheinlich auch den oberen Muskel mit Zweigen versieht. So klein und zart auch

diese beiden Lippenmuskeln erscheinen, so sind sie doch nicht unwichtige Theile des ganzen Bewegungsapparats der Kiefer, welcher bei der Larve viel komplicirter ist als im erwachsenen Thiere.

Im beständigen Zustande des geöffneten Mundes, welcher den noch nicht fressenden Larven der ersten Periode eigen ist, wird die trichterförmige Stellung der beiden Hornlippen theils durch den gekrümmten Oberkieferrand (Zwischen- und Oberkieferknorpel), theils durch den Unterkiefer aufrecht erhalten, dessen Seitenstücke ziemlich horizontal liegen, also von der Mundhöhlendecke abstehen, und dessen stark geknicktes Mittelstück nach hinten und unten gerichtet ist. Dieser Zustand der noch unbeweglichen Kiefer kann aber natürlich nicht das Maximum der Oeffnung darstellen, da in diesem Falle bei dem Eintritte der Bewegungsfähigkeit den Oeffnungsmuskeln die Möglichkeit einer Verkürzung, also der Thätigkeit überhaupt fehlte. Es ist also ein mittlerer Ruhezustand des Kieferapparats, der aber dem Maximum der Oeffnung näher steht als dem vollständigen Verschlusse des Mundes. Soll jene ursprüngliche Oeffnung erweitert werden, so kann dies, da die zusammenhängenden Flächen der Lippen sich nicht ausdehnen können, nur durch ihre stärkere Krümmung oder eine Vervollkommnung der Trichterform, und ein Verschluss des Mundes nur durch ein Zusammenpressen der abgeplatteten Lippen erreicht werden. In beiden Fällen führt aber die Unterlippe, wie man sich an lebenden Larven leicht überzeugt, die stärkere Bewegung aus und unterstützt dabei die entsprechenden Veränderungen der Oberlippe. Diese würde zum Zweck der Oeffnung des Mundes durch den M. constrictor labii superioris nur wenig gehoben werden, wenn ihre Enden nicht durch die sich gleichzeitig senkende Unterlippe hinabgezogen und dadurch der obere Mundrand stärker gekrümmt, also der Trichterraum des Mundeingangs nach oben vergrössert würde. Die Senkung und Krümmung der Unterlippe setzen aber eine entsprechende Lage- und Formveränderung ihrer Ansatzlinie oder des Unterkiefers voraus. Die Senkung wird durch den M. depressor mandibulae herbeigeführt, welcher das Seitenstück des Unterkiefers wie einen zweiarmigen Hebel um das Hauptgelenk abwärts dreht; da aber beide Gelenkstücke ursprünglich horizontal lagen, so würde diese Bewegung ihre medialen Enden von einander entfernen, daher das Mittelstück strecken und die Krümmung der daran befestigten Unterlippe gerade abflachen, wenn nicht die Mm. geniohyoidei jenes Mittelstück nach hinten zögen und mit der dadurch herbeigeführten Annäherung seiner Enden auch seine Knickung vergrösserten, wobei der M. submentalis wesentlich mitwirkt.

Es wird also durch die vereinigte Wirkung dieser Muskeln die mittlere Spitze des Unterkiefers unter Verkleinerung ihres Winkels schräg rückwärts und abwärts bewegt, und in Folge dessen das durch die Hornlippen gebildete Larvenmaul trichterförmig erweitert. Diese Bewegung kann aber die eigentliche Mundhöhle, welche hinter dem queren Unterkiefer über dem grossen embryonalen Zungenbeinapparate liegt, und die sich daran schliessende Schlundhöhle nicht wesentlich verändern. Ursprünglich stellen beide allerdings einen weit offenen Raum dar, welcher sogar höher als breit ist; allmählich wird er aber niedriger und breiter, sodass er am Ende der ersten Larvenperiode zu einer horizontalen Spalte geworden ist, welche Decke und Boden des ganzen Kopfdarmraums sich berühren lässt (*Taf. XIII—XV, XXI Fig. 369. 370, Taf. XVI Fig. 292. 293. 298. 303*). Soll nicht bloss das Larvenmaul kauen, sondern Nahrung, Wasser oder Luft in die Mundhöhle aufgenommen und von dort weiter befördert werden, so muss der Boden der letzteren gleichfalls gesenkt und darüber auf diese Weise ein freier Raum geschaffen werden; dies geschieht durch den M. depressor ossis hyoidei, welcher jederseits das laterale Ende des Zungenbeinhorns rückwärts hebt, das mediale aber senkt. Dabei fixirt er diesen Skelettheil für die oben erwähnte Oeffnungsbewegung des M. geniohyoideus.

Die Schliessung des Mundes erfolgt, sobald die genannten Oeffner erschlaffen, durch die Thätigkeit der Kaumuskeln (Mm. temporalis, pterygoideus, masseter). Wie schon erwähnt (S. 339. 340), rollen sie die Seitenstücke des Unterkiefers in einer Kegelfläche, deren Spitze im Hauptgelenke liegt, nach oben und hinten um und heben sie lateralwärts: dadurch wird das geknickte Mittelstück quer gestreckt und nach vorn gehoben, zugleich aber an den Oberkieferbogen gedrückt, welcher seinerseits durch die beiden Mm. retrahentes maxillae superioris zurückgezogen, also dem Unterkiefer entgegengepresst wird. Da nun der letztere durch seine quere Streckung die Krümmung der Unterlippe abplattet, so passt sich ihr die angelagerte Fläche der Oberlippe an, und beide verwandeln so den Mundtrichter in eine geschlossene quere Spalte. Zugleich schliesst sich auch die Mundhöhle theils durch Erschlaffung des M. depressor ossis hyoidei, theils durch die Wirksamkeit seines Antagonisten, des Zungenbeinhebers, welcher an dem durch die Kaumuskeln fixirten Unterkiefer einen festen Ursprungspunkt erhält. Da aber die Bewegungen des Mundhöhlenbodens Drehungen um eine quere, die seitlichen Zungenbeingelenke verbindende Axe sind, so muss meiner Ansicht nach eine Hebung vor dieser Axe (Mundhöhle) mit einer Senkung dahinter (Schlundhöhle) zusammenfallen, sodass der

Inhalt der Mundhöhle durch ihre Schliessung ganz natürlich in die Schlundhöhle geschoben wird.

Es bleiben noch einige Bildungen im Bereiche der Nasenhöhlen zu erwähnen. An den letzteren sind, nachdem sie die zuletzt geschilderte Ausbildung erlangt, zwei Abtheilungen zu unterscheiden: die weitere obere Höhle mit der eigentlichen Geruchsplatte und der untere enge Ausgang in die Mundhöhle *(Taf. XVI Fig. 302, Taf. XVIII Fig. 326, Taf. XXI Fig. 377)*. Die erstere liegt allein auf der Stammplatte und stösst hinten mit blindem Ende an die vordere Schädelwand; aus ihrer vorderen, unter der äusseren Oeffnung gelegenen Bucht geht abwärts und einwärts ein kleiner Blindsack ab, welcher von oben durch ein horizontal aus der Wand hervorgewachsenes Blättchen bedeckt wird, abwärts sich aber mit einer Drüse verbindet, welche vom Mundepithel aus sich zwischen die beiden Zwischenkieferschenkel entwickelt (Kieferdrüse Leydig Nr. 81 S. 36). Es dürfte daher jene Ausstülpung der Nasenhöhle einem Jacobson'schen Organ, welches mit beiden Haupthöhlen des Gesichts in Verbindung steht, verglichen werden. Auch fehlt der Nasenhöhle der Batrachier eine besondere knorpelige Umhüllung nicht. Der Boden und die gemeinsame Scheidewand entspringen allerdings aus der Stammplatte. Das Dach und die Seitenwand der Nasenhöhle werden aber von einem Knorpelblatte überdeckt, welches der bindegewebigen, pigmentirten Unterlage des Nasenepithels dicht anliegt, aber von der angrenzenden Schädelwand und der Nasenscheidewand anfangs leicht getrennt werden kann, sodass mir seine Uebereinstimmung mit den eigenen Knorpelkapseln des Auges (Sklerotikalknorpel) und des Ohres nicht zweifelhaft ist (*Taf. XVIII Fig. 331, Taf. XIX Fig. 336*). Der Nasenknorpel umkreist die äussere Nasenöffnung von hinten und innen, wo er später mit dem Schädel und der Nasenscheidewand verschmilzt, und legt sich ferner mit einem gekrümmten dünnen Blatte über die ganze vordere äussere Fläche der Nasenhöhle; dabei umfasst er auch das Jacobson'sche Organ, dessen untere Kommunikation ihn durchbohrt, und schickt auch einen Fortsatz in das erwähnte horizontale Blättchen, worauf dasselbe eine unbestreitbare Aehnlichkeit mit einer Nasenmuschel erhält (vgl. Ecker Nr. 90 S. 33). Rückwärts erreicht diese vordere äussere Platte des Nasenknorpels dessen hinteren Theil, aus dem ihr eine kurze Spitze entgegenwächst, nicht; ein anderer Fortsatz desselben Theils, der Orbitalfortsatz des Nasenknorpels, erstreckt sich seitwärts auf die Leiste des Gaumenbeinknorpels und verbindet sich mit ihr je länger desto fester. Er umwächst den Seitenzweig

des N. nasalis und erhöht die vordere Augenhöhlenwand (*Taf. XIX Fig. 335, 336. 342*). Der kanalförmige enge Ausgang der beschriebenen weiten Nasenhöhle entsteht dadurch, dass die noch nicht verbundenen Wirbelbogenhälften als getrennte Anlagen der Stammplatte den ursprünglichen Blindsack der Nase in seiner halben Fläche von innen her eindrücken, sodass der untere Theil desselben nach seiner Verbindung mit dem Epithel der Mundhöhle um den Rand der Stammplatte gekrümmt und abgeplattet bleibt (*Taf. XVIII Fig. 322*). Daher besitzt er, obgleich spaltartig eng, eine gewisse Höhe und sagittale Länge und verdient den Namen eines Nasenrachenganges. Seine Mündung liegt in dem Winkel zwischen der Stamm- und der Flügelgaumenplatte, und ist vor dem Beginn oder Metamorphose schräg nach innen gerichtet, sodass ein wulstiger lateraler Saum sie von unten bis auf das vorderste Ende verdeckt (*Fig. 323*). In der Basis dieser wulstigen Lippe entwickelt sich später ein festes Band, welches an der Aussenseite der Nasenöffnung zwischen jenen beiden Knorpelplatten ausgespannt, aus kurzen Fortsätzen derselben entspringt (*Fig. 327. 331*). Von diesen bezeichnet der vordere ohngefähr die Grenze zwischen Stammplatte und Zwischenkiefer; der hintere scheidet ebenso die Flügelgaumenplatte in den medianen Gaumenbeinknorpel und den lateralen Flügelbeinknorpel. Unterdessen hat sich jene wulstige äussere Lippe der inneren Nasenöffnung eigenthümlich weiter entwickelt (*Fig. 329*). Nach vorn setzt sie sich in einen niedrigen Wall fort, welcher bogenförmig mit dem anderseitigen zusammenstösst und so den Gaumenbogen bildet. Vom vorderen Ende der Nasenöffnung an wächst die genannte Lippe, indem sich ihre Bildung in der ursprünglichen schrägen Richtung über die ganze Bauchfläche des Gaumen- und Flügelbeinknorpels fortsetzt, zu einer dünnen aber breiten Platte aus, welche horizontal gegen die Medianebene gerichtet ist, einen vorderen queren und einen medialen nach hinten und aussen gekrümmten Rand besitzt, der mit kurzen Zäpfchen besetzt ist. Nach ihrer Lage gehört sie vorn dem medialen, hinten dem lateralen Gesichtsfortsatze an; ihre Beziehungen zur inneren Nasenöffnung und zur Mundhöhle gestatten sie als Gaumenleiste zu bezeichnen. Die Spalte, welche zwischen beiden nach hinten divergirenden Gaumenleisten liegt und nach vorn sich gleichsam innerhalb des Gaumenbogens erweitert, stellt alsdann eine mediane Gaumenspalte dar. Verwüchse dieselbe, so entstände auch bei den Batrachiern ein vollständiger Gaumen als Boden einer weiten gemeinsamen Fortsetzung der beiden kurzen Nasenrachengänge; und selbst für eine Theilung dieses Raums findet sich eine

Anlage in unseren Larven, indem ein medianer dreizipfeliger Fortsatz zwischen den Gaumenleisten aus der Mundhöhlendecke hervorwächst. Alle diese Bildungen beginnen sich zurückzubilden, sobald die Larvenmetamorphose eintritt, welche auch alle übrigen Theile des Vorderkopfs wesentlich verändert.

Die Larvenmetamorphose der Batrachier ist eine Periode im Gesammtverlaufe ihrer Entwickelung, welche sich dadurch auszeichnet, dass eine Anzahl von bereits funktionirenden Organen und Organsystemen in relativ kurzer Zeit wesentlich und in gegenseitiger Anpassung verändert werden, und dadurch das Bild einer gründlichen Umwälzung in der gesammten Organisation und Oekonomie der Larve hervorgerufen wird. Es darf jedoch dabei die Vorstellung nicht Platz greifen, als wenn die wichtigste Veränderung, nämlich diejenige des Ernährungssystems, die ausschliessliche Ursache der ganzen Metamorphose oder diese ein Entwickelungsvorgang sui generis sei, ohne rechte Analogie im übrigen Entwickelungsverlaufe. Man hat sich daran gewöhnt, den Begriff der in Rede stehenden Larvenmetamorphose in durchaus unnatürlicher Weise so zu bestimmen, dass sie im Verluste gewisser provisorischer Larvenorgane bestehe (vergl. Haeckel Nr. 100 II S. 24. 25); diese auf die äussere Erscheinung beschränkte und daher von den Ursachen derselben ganz absehende Auffassung muss aber nothwendig den Schluss provociren, dass die Gesammtveränderung eine Folge jenes Verlustes der provisorischen Larvenorgane sei. Gegenüber den entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen scheint mir aber eine solche Vorstellung ganz unhaltbar zu sein. Einmal findet jeder Verlust einen Ersatz oder eine Ausgleichung durch korrelative Ausbildung anderer Theile: an die Stelle der Kiemen treten die Lungen, die räumliche Reduktion des Kiemenapparats steht im Zusammenhange mit der stärkeren Entwickelung des davor liegenden Unterkiefers und Flügelgaumenbogens, die Veränderung der Fresswerkzeuge mit der Umbildung des Darms, und die Korrelation in der Ausbildung des Schwanzes und des übrigen Bewegungsapparats habe ich schon früher erörtert (S. 616). Ferner verläuft die korrelative Ausbildung der bleibenden Theile im allgemeinen gleichzeitig mit der Rückbildung der provisorischen Organe, sodass ebenso oft die erstere die Ursache zu sein scheint als umgekehrt. So finden wir bei den Anurenlarven die Lungenathmung in energischer Ausbildung begriffen, während die innere Kiemenathmung noch in vollem Flor steht, und im Zusammenhange damit schwindet auch die letztere relativ, d. h. im Verhältniss zur Bildung des ganzen Thiers bis zur Geschlechtsreife, viel früher als bei den Tritonen, deren Lungen viel später zu

funktioniren anfangen; ferner ist bei den Tritonen, deren Kiemenapparat beim Mangel innerer Kiemensäcke eine viel geringere räumliche Reduktion erfährt als bei den Anuren, auch der Unterkiefer von Anfang an stärker und vorspringender entwickelt als bei den letzteren. Kurz, alle bezüglichen Beobachtungen reden der Auffassung das Wort, dass das Wesen der Metamorphose nicht in den einzelnen Rückbildungen, sondern in der gegenseitigen Anpassung gewisser in verschiedenem Grade entwickelter Theile beruhe, wobei Rückbildung und Fortbildung sich gegenseitig bedingen und zum Ganzen in bestimmtem Wechselverhältnisse bleiben. Dann werden wir aber auch in der Larvenmetamorphose nur eine besondere Form der korrelativen Entwickelung erkennen, welche bereits in der embryonalen Periode deutlich genug, aber in der äusseren Erscheinung weniger auffallend hervortritt, weil die Differenzirung aller Körpertheile weniger weit vorgeschritten ist. Und wenn man darauf Gewicht legen wollte, dass es in dem ersten Falle sich um Theile handle, welche bereits funktionirt haben, in dem andern Falle aber um histiologisch und physiologisch noch indifferente Embryonalanlagen, so erinnere ich an die Stammuskeln des Hinterkopfes und die Haftorgane der eben ausgeschlüpften Larven, welche vollkommen, aber nur bis zum Anfange der zweiten Larvenperiode, mit welcher das physiologische Gesammtleben erst beginnt, funktioniren, und deren alsdann eintretende Rückbildung doch wohl nicht den Anfang der Larvenmetamorphose bezeichnen soll. Es kommt der letzteren folglich nur eine, wenn ich so sagen darf, praktische, nicht theoretische Bedeutung zu, indem gewisse Entwicklungsvorgänge aus Ursachen, die ich erst an einer anderen Stelle erörtern will, auf eine Zeit verschoben sind, welche uns für eingreifende Veränderungen ungewöhnlich spät erscheint. Mit welchem Recht soll erst später untersucht werden. Bei einer solchen Beurtheilung der Larvenmetamorphose kann die Beschreibung ihrer einzelnen Erfolge nur eine einfache Fortsetzung der vorangegangenen Darstellung sein. — Während der aufgetriebene Bauch der Larve durch die beträchtliche Verkürzung des Darmkanals abschwillt, um erst in einen walzenförmigen, dann einen abgeplattet breiten Rumpf überzugehen, während ferner der Lokomotionsapparat in der Stammuskulatur eine reichere Gliederung, in den wachsenden Gliedmassen eine stärkere Entwickelung erfährt, dafür aber im Schwanze das seitherige Ruderorgan verliert, ist es eigentlich der Kopf, an welchem sich die mannigfaltigsten Veränderungen vollziehen. Sie lassen sich leicht in zwei Gruppen scheiden, welche sich auf den Vorder- und den Hinterkopf vertheilen, nämlich für diesen als Rückbildung des Kiemen

apparats, für jenen als Umbildung des Kieferapparats. Zunächst beschäftigt uns nur der letztere.

Der eigentliche Gesichtstheil wird während der Larvenmetamorphose einer merklichen Reduktion unterworfen (*Taf. XVIII, XIX*). Zuerst schwindet die Hornlippe mit ihren Muskeln, sodass der obere Mundrand sich bis auf den horizontalen unteren Rand der Kieferknorpel zurückzieht (*Fig. 335. 336*). Ferner verkürzen sich die Zwischenkieferhälften bis zur Gestalt zweier nach unten und aussen gekrümmten unansehnlichen Fortsätze der Stammplatte; die Oberkieferknorpel lösen sich von ihnen ab, schrumpfen zu niedrigen Platten ein und büssen ihre Verbindung mit dem M. temporalis ein (*Fig. 337. 343*). Diese Schrumpfung der Knorpeltheile des vorderen Gesichts geht Hand in Hand mit einer Zusammenziehung des lockeren Bindegewebes, welches sie vorn bedeckte und den relativ grossen seitlichen Zwischenraum zwischen ihnen, den Nasenkapseln und dem Unterkieferbogen ausfüllte. Es verwandelt sich in ein dichtes Binde- und Bildungsgewebe, und zieht sich mit den darin enthaltenen Zwischen- und Oberkieferknorpeln bis zum unteren Umfang der unterdessen vergrösserten Nasenkapseln hinauf, welchem es sich in Form eines das Vorderende des Gesichts abschliessenden, abwärts in den oberen Mundrand auslaufenden Bogens eng anschliesst. Die Nasenkapseln dehnen sich vorherrschend in die Breite aus, woran insbesondere ihr knorpeliger Boden oder die Stammplatte theilnimmt, sodass die inneren Nasenöffnungen lateralwärts verschoben sich von einander entfernen (*vgl. Fig. 329. 332*). Zugleich wächst am Ursprunge des jede dieser Nasenöffnungen lateralwärts umziehenden Bandes ein halbmondförmiger Fortsatz der Stammplatte hervor, welcher dasselbe theilweise ersetzt, sowie auch der Gaumenbeinknorpel eine Spitze in jenes Band vorschiebt (*Fig. 337*). Diese nunmehr theilweise knorpelige laterale Einfassung der inneren Nasenöffnung bezeichnet die Wurzel des jederseitigen hinteren Abschnitts vom Gaumenbogen, welcher im übrigen mit der sich ausdehnenden Stammplatte flach in die Breite ausgezogen den vorderen und seitlichen Umfang der Nasenkapseln umschreibt. Daraus erhellt aber, dass der sich ausdehnende Gaumenbogen endlich sehr dicht nach innen von dem sich aufwärts um die Nasengegend zusammenziehenden Oberkieferbogen zu liegen kommt, dessen hinteres Ende mit dem atrophischen Oberkieferknorpel sich gleichfalls an den lateralen Vorsprung des Gaumenbeinknorpels befestigt (*Fig. 332. 336. 337*). Während aber der Gaumenbogen in den vollendeten Zustand des Batrachierkopfes mit hinübergenommen wird, atrophiren die Gaumenleisten so weit, dass

an ihrer Stelle der schmale Gaumenbogen auf den Flügelbeinknorpel fortgesetzt erscheint. Mit jenen Leisten schwindet auch der ganze wulstige Saum der inneren Nasenöffnungen, welche in Folge der Ausdehnung der Nasenhöhlen aus der früheren schräg seitlichen Lage in eine horizontale übergehen; durch diese Veränderungen verlieren sie die ursprüngliche Form kurzer abgeplatteter Kanäle (Nasenrachengänge) und werden zu unmittelbaren Oeffnungen der Nasenhöhlen mit weiter runder Lichtung. — Aehnlich dem Gaumenbogen erhält auch der Oberkieferbogen eine Art Fortsetzung nach hinten, indem zwischen seiner konvexen Aussenseite und dem vorderen Gelenkende des Quadratbeinknorpels sich ein breites Band entwickelt (*Fig. 335—337. 342. 343*). Diese Anlage eines unteren Jochbogens steht anfangs von dem hinteren Theile des Oberkieferbogens ziemlich weit nach aussen ab. In Folge des queren Wachsthums des Gaumenbeinknorpels erreicht aber sein laterales Ende jenen Jochbogen, welcher also davor mit dem Oberkieferbogen völlig verschmilzt und selbst rückwärts dem unterdessen in sagittaler Richtung lang ausgezogenen Flügelbeinknorpel und dem von ihm getragenen hinteren Gaumenbogen eine Strecke weit sich eng anschliesst. — Schon während der Metamorphose beginnen an dem geschilderten Gesichtsskelete Verknöcherungen aufzutreten. Zuerst bilden sich schmale und dünne knöcherne Platten, welche die Zahnwurzeln des oberen Mundrandes befestigen und verbinden. Diese Alveolarplatten zerfallen jederseits in ein vorderes und ein hinteres Stück; die beiden vorderen schliessen sich den Zwischenkieferknorpeln an, welche mit ihren hinteren von der Stammplatte und der Nasenscheidewand abgelösten Enden sich aufrichten und ganz verknöchern. Die Ossa intermaxillaria des ausgebildeten Thieres bestehen daher aus einem aufgerichteten medialen und einem unteren horizontalen Seitenstücke, von denen nur das erstere knorpelig vorgebildet aus dem ersten Kopfwirbelbogen hervorging. An die Zwischenkieferbeine schliesst sich jederseits eine Alveolarleiste, welche nach aussen von dem atrophischen und alsbald ganz verschwindenden Oberkieferknorpel gelegen und in wechselnder Länge in dem unteren Jochbogen sich fortsetzend als Os maxillare beschrieben wird. Mit den genannten Knochen verbindet sich medianwärts eine schmale horizontale Knochenplatte, welche im Gaumenbogen entsteht und daher ein echtes, wenngleich unansehnliches Homologon eines nicht zum medianen Abschluss kommenden harten Gaumens darstellt. Der hinterste Abschnitt des Jochbogenbandes verknöchert ebenfalls und zieht zugleich einen kleinen Theil vom Gelenkende des Quadratbeinknorpels in seine Verknöcherung hinein, sodass

das Os jugale an der Herstellung der Gelenkgrube betheiligt ist (vgl. Ecker Nr. 90 S. 36). Die Nasenbeine gehören als Deckknochen der Nasenkapseln durchaus nicht in dieselbe Kategorie wie die Schädeldachknochen; dagegen dürfen zum eigentlichen Schädel mit mehr Recht die Pflugscharbeine gerechnet werden, welche anfangs an der Grenze von Schädelbasis und Stammplatte sich ebenso bilden wie dahinter das sogenannte Os sphenoideum. Die Verknöcherung des Vorderrandes der knorpeligen Schädelkapsel (Os en ceinture) habe ich in den von mir untersuchten Entwickelungsstufen nicht beobachtet.

Bei der Metamorphose des Unterkieferbogens greifen ebenfalls Rückbildung und Wachsthum in einander, um den Kauapparat den veränderten Verhältnissen anzupassen. Wenn der laterale Abschnitt des Unterkieferbogens durch das mit ihm verbundene Larvenmaul zu einer sehr schrägen Lage nach vorn gedrängt war, der Unterkiefer alsdann nur einen queren Träger der unteren Hornlippe darstellte, so wächst er in dem Masse zu einem weiten Bogen aus, als sein Suspensorium oder der Quadratbeinknorpel nach der Atrophie jenes zeitweiligen Kauapparats zusammenschrumpft und nach hinten rückt, wo ihm der reducirte Zungenbein- und Kiemenapparat Platz machen. Dabei stellt sich der Quadratbeinknorpel aufrecht und später sogar von oben nach hinten und unten. Während dieser Lageveränderung löst er seine Kontinuität mit dem Schläfenflügelknorpel des Schädels, um nach einer kurzdauernden Selbstständigkeit mit dem letzteren neuerdings und zwar etwas rückwärts von der ersten Stelle bleibend zu verschmelzen. Jene allerdings vergängliche Trennung, wobei der Quadratbeinknorpel über die Aussenfläche des Schädels hinzugleiten scheint, lässt seine Homologie mit dem gleichnamigen Theile anderer Wirbelthiere deutlich hervortreten. Die Gelenkgrube für das Zungenbeinhorn verstreicht, sobald das letztere sich herauslöst um einer eigenthümlichen Umbildung zu unterliegen. Auch der Jochfortsatz schrumpft; ein Theil von ihm geht aber in die Verknöcherung des oberen Jochbogens (vorderer Arm des Os tympanicum, Processus zygomaticus Ecker Nr. 90, S. 35) ein, wesshalb auch der von jenem Fortsatze entspringende M. masseter später an dem bezeichneten Knochen befestigt erscheint. Mit dem Zurückweichen des Quadratbeinknorpels geht eine Verlängerung des unteren Jochbogens und des Flügelbeinknorpels Hand in Hand; der letztere wird dabei aus seiner queren Lage, in welcher er die unmittelbare Fortsetzung des Gaumenbeinknorpels darstellt, von demselben nach hinten abgebogen und sagittal gestreckt. Von dem Deckknochen dieses Flügelbeinknorpels heisst es, dass er rückwärts in zwei Schenkel

ausläuft, von denen der eine dem Knorpel folgt, der andere nach innen zum Felsenbeine ablenkt (Ecker Nr. 90, S. 37). Dies muss dahin berichtigt werden, dass schon der Knorpel einige Zeit nach der Metamorphose sich an seiner Wurzel spaltet und darauf der theilweise verknöcherte innere Schenkel sich dem Deckknochen des äusseren Schenkels anschliesst. — Mit dem Quadratbeinknorpel müssen natürlich auch die Kaumuskeln sich wieder steil aufrichten, wobei die Ursprungsenden der Mm. temporalis und pterygoideus sich theils auf den Schläfenflügel, theils auf das Schädeldach verschieben.

Die Umbildung des Unterkiefers erfolgt nicht einfach so, dass sein mehrfach gebogener querer Verlauf in horizontaler Richtung sich zu einer kontinuirlichen Bogenlinie ausdehnt, sondern mit einer gleichzeitigen Drehung seines Mittelstücks. Eine solche findet in der Larvenzeit bei der Streckung dieses Stückes während der Schliessung des Mundes statt; dass aber während der Metamorphose der Mund ziemlich beständig geschlossen bleibt, geht schon daraus hervor, dass das Fressen eingestellt wird und die Oeffner des Mundes mit Ausnahme der Mm. genio-hyoidei atrophiren; die letzteren werden erhalten, weil sie bei einer Fixirung des Unterkiefers durch die Kaumuskeln als Antagonisten der Mm. sterno-hyoidei zu wirken haben. Indem also während jener anhaltenden Schliessungslage das geknickte Mittelstück des Unterkiefers wächst, richtet sich seine mediane Spitze ganz nach vorn und streckt es sich quer in der ganzen Breite des Unterkieferbogens. Dabei weichen ihm die ursprünglich gleichfalls queren Seitenstücke aus, welche durch die weite Verschiebung des Unterkiefergelenkes nach hinten in eine sagittale Richtung gerathen. Dass bei einer solchen Umbildung des dreifach gebogenen Unterkiefers der Larve in einen kontinuirlichen Bogen die unvollkommenen Gelenke in seinem Verlaufe ganz verschwinden, brauche ich kaum zu bemerken. Wenn aber die eigentlichen Kaumuskeln des sich metamorphosirenden Kieferapparates erhalten bleiben, so tritt an die Stelle der schwindenden Senker des Unterkiefers ein neuer M. depressor mandibulae, welcher vom Unterkieferende etwas rückwärts gegen die Schädeldecke ausstrahlt und die noch zu erwähnenden Schlundmuskeln verdeckt. Zur Zeit, wann der Schwanzstummel nur noch als ein kleiner Kegel sichtbar ist, finde ich die Anlage dieses Muskels noch aus spindelförmigen, nur zum Theil in Stränge verschmolzenen Zellen bestehend.

Nach dieser Einzelbeschreibung lassen sich die wesentlichen Momente in der ganzen Umwandlung des Kieferapparates übersehen. Die Anurenlarven besitzen zwei bewegliche Kieferhälften, welche aber nicht die Rahmen zweier

entgegengesetzten Mundflächen darstellen, deren Oeffnen und Zusammenschliessen dazu diente, die Nahrung zu ergreifen und zu kauen, sondern welche im allgemeinen quergestellt als Träger der beiden Hornlippen oder des vor der eigentlichen Mundhöhle befindlichen und von ihren Bewegungen unabhängigen Kauapparats fungiren. Dadurch, dass er bei der Oeffnung eine Trichterform annimmt, kann er zum Ergreifen der Pflanzenblätter, welche die Nahrung der Anurenlarven ausmachen, nicht gerade geschickt sein. Es ist mir daher sehr wahrscheinlich, dass, indem der Trichter an eine Blattfläche angedrückt und dann dahinter die Mundhöhle erweitert wird, eine saugende Wirkung auf jene Fläche ausgeübt und durch Kauen des etwas eingezogenen Blattes Theile desselben abgelöst und dann in die Mundhöhle aufgenommen werden. Es wäre also der Kauapparat der Anurenlarven dem Cyklostomenmaul zu vergleichen, ihre Mundhöhle dagegen, welche mit der Schlundhöhle sich wechselsweise öffnet und schliesst, ausser zu jenem Ansaugen nur noch zur Fortbewegung der aufgenommenen Stoffe bestimmt (vgl. S. 653). Die Umwandlung besteht nun darin, dass unter Schwund des saugenden und kauenden Larvenmauls das Kieferskelet rückwärts die Mundhöhle umrahmt und so zwei horizontal zusammenschliessende Mundflächen bildet, von denen die obere oder der Oberkiefer unbeweglich mit dem ganzen Kopfe verbunden die feste Wand bildet, gegen welche der an hinteren Gelenken deckelartig bewegliche Unterkiefer angepresst werden kann, sodass die Nahrung nunmehr unmittelbar von den Kiefern ergriffen wird und in die Mundhöhle gelangt. Der eigenthümliche Bau des Kieferapparats der Anurenlarven ist daher daraus zu erklären, dass er eine der unvollendeten Entwickelung des späteren Kieferapparats zeitweilig angepasste Vorrichtung zu einer dennoch relativ vollkommenen Nahrungsaufnahme darstellt.

2. Der Hinterkopf.

Der embryonale Hinterkopf hat die Form eines kurzen Cylinders und ist aus drei segmentalen Ringen zusammengesetzt (vgl. S. 216—225). Denkt man sich aber die innere Auskleidung oder den kontinuirlichen und vollständigen Darmblattcylinder entfernt, so ist nur der erste Abschnitt, der Zungenbeinbogen, ringförmig geschlossen; die folgenden Kiemenbögen hören im mittleren und oberen Keimblatte an der Grenze des Perikardialsackes auf, welcher ihre unteren Enden auseinanderhält. Später wachsen jedoch die Seitenplatten dieser Bögen medianwärts zwischen den Perikardialsack und das Darmblatt und schliessen dort die

eigentliche Schlundwand auch im mittleren Keimblatte cylinderisch ab (*Taf. XIII—XV*). Indem endlich der Perikardialsack sich in die Bauchgegend zurückzieht, und an seiner Stelle nur die Fortsetzung des mittleren Bauchmuskels (Mm. sterno-, genio-hyoidei) zurückbleibt, fällt diese und die sie deckende Oberhaut der Schlundgegend anheim (*Taf. XVIII Fig. 328, Taf. XX Fig. 348*). — Der Rückentheil des Hinterkopfes enthält in der medianen Region das Hinterhirn, darunter die Wirbelsaite mit den inneren Segmenten; zur Seite dieser Anlagen liegen die Wurzelstücke der drei lateralen Segmente, zwischen deren erstes und zweites (2. und 3. des ganzen Kopfes) das Ohrbläschen sich von aussen einschiebt (*Taf. VII Fig. 121*). Die Seitenwand des Hinterkopfes oder die Schlundwand besteht vorn im Anschlusse an den Unterkieferbogen aus dem Zungenbeinbogen, welcher im lateralen Abschnitte jederseits nur das zweite laterale Kopfsegment, an der breiteren Bauchseite daneben auch noch Reste der Seitenplatte enthält (*Fig. 130. 131*). Die hinter dem Zungenbeinbogen gelegenen Kiemenbögen werden je weiter nach hinten desto kürzer und bestehen zum grösseren Theile aus den verschmolzenen Schichten der Seitenplatte, während die sie von aussen deckenden lateralen Segmente nur als dünne Streifen erscheinen (*Taf. XIII. XVI*). Da das Ohrbläschen gerade über dem ersten Kiemenbogen sich entwickelt und das dorsale Wurzelstück des dritten lateralen Kopfsegments nach hinten verdrängt, so beschreibt dasselbe einen Bogen um die hintere und die Bauchseite des Gehörorgans, ehe es in den Kiemenbogen eintritt. Das vierte laterale Kopfsegment vertheilt sich, wie ich es früher erklärte, auf die drei anderen, d. h. den 2.—4. Kiemenbogen.

Vom dorsalen Stammtheile des Hinterkopfes sind das Hinterhirn und der Schädel bereits ausführlich beschrieben worden. Ebenso bemerkte ich schon (S. 217), dass die drei inneren Segmentpaare im allgemeinen dieselbe Entwickelung zeigen wie die entsprechenden Rumpfsegmente, mit dem Unterschiede jedoch, dass sie zum Theil unvollständig bleibt oder einer Rückbildung anheimfällt. In ihrem Innern entsteht jederseits neben der Wirbelsaite ein Muskelstrang, an dem man die Abtheilung für das dritte und vierte Segment längere Zeit deutlich, diejenige für das zweite Segment dagegen nur unsicher oder gar nicht erkennt (*Taf. XVI Fig. 303, XVII, Fig. 304. 314—316*). Dafür erzeugt das letztere allein von den Stammsegmenten des Hinterkopfes eine Nervenanlage, welche nach ihrer Lage, medianwärts neben derjenigen des zugehörigen lateralen Segments (N. facialis), für ein Homologon eines Spinalganglions gelten darf (*Taf. XVI Fig. 302, Taf. XVII Fig. 315*). Diese Ansicht

wird dadurch unterstützt, dass der aus dieser Anlage entspringende Gaumennerv in der Region der Stammsegmente bleibt, und da ein solches im Zungenbeinbogen fehlt, sich in den entsprechenden Theil des Vorderkopfes begibt. Unter dem ersten Wirbelbogen, dicht neben seiner Verbindung mit dem Schläfenflügelknorpel, gelangt der Gaumennerv an die Bauchfläche der vorderen Schädelbasis und folgt ihr jederseits bis zur Gaumengegend (*Taf. XVIII Fig. 329*). Doch hindert nicht bloss jene Deutung des Gaumennerven, einer zweiten gesonderten Nervenbildung desselben Stammsegments, nämlich dem Hörnerven, die gleiche Bedeutung zuzuschreiben. Denn der letztere geht aus einer histiologischen Differenzirung des zwischen dem Hinterhirne und dem Ohrbläschen eingezwängten Bildungsgewebes hervor, gleicht also darin durchaus dem Geruchsnerv, welcher mit den Stammsegmentnerven des Vorderkopfes nichts gemein hat. Allerdings verbindet sich aber sehr bald die Anlage des Hörnerven abwärts mit derjenigen des N. facialis, welche von vorn und unten dem Ohrbläschen angeschmiegt ist, sodass beide Nerven, obgleich sie genetisch durchaus nicht zusammengehören, später aus einer gemeinsamen Wurzel entspringen (*Taf. XVI Fig. 288—291. 296*, *Taf. XVII Fig. 304. 314. 315*). Im übrigen verwandelt sich die Hauptmasse der Stammsegmente des Hinterkopfes unter Verlust ihrer segmentalen Gliederung in interstitielles Bildungsgewebe, welches ausser den noch besonders zu beschreibenden Gefässen den Skeletttheilen jener Gegend (hintere Schädelhälfte) zur Grundlage dient (*Taf. XV*, *XXI Fig. 369—371*). Dieses schon ursprünglich hervortretende Uebergewicht des Bildungsgewebes über die unvollständigen primär-morphologischen Anlagen in den Stammsegmenten des Hinterkopfes wird noch durch eine nachfolgende Rückbildung ihrer Muskeln erhöht, welche durch die Entwickelung der hinteren Schädelbasis nach hinten gedrängt und ausser Thätigkeit gesetzt, atrophiren und mit ihren Resten jederseits in den M. intertransversarius capitis inferior aufgenommen werden (S. 460).

Die Unvollständigkeit und Rückbildung jener primär-morphologischen Anlagen der Stammsegmente wird durch die reichere Entwickelung der zugehörigen lateralen Segmente aufgewogen, welche alle Muskeln und die meisten und wichtigsten Nerven des Hinterkopfs liefern und durch ihre die Stammsegmente überwiegende sagittale Ausdehnung dieselben rückwärts so weit überragen, dass der dorsale Rumpftheil in den Kopf eingekeilt erscheint. — Bevor das erste dieser Segmente oder das zweite des ganzen Kopfes die Bauchseite des Zungenbeinbogens erreicht hat, sondert sich sein dorsaler Wurzeltheil zu einem

schräg aufgerichteten spindelförmigen Nervenknoten ab, dessen obere Verbindung mit dem Hörnerven bereits erwähnt wurde, und dessen untere Fortsetzung im Zungenbeinbogen zum N. f a c i a l i s wird (*Taf. VII Fig. 131, Taf. XIII Fig. 233, Taf. XIV Fig. 259, Taf. XVI Fig. 290. 294*). Jener Nervenknoten liegt anfangs frei zwischen dem Ohrbläschen und dem Gasser'schen Ganglion; später, wann der Zwischenraum zwischen diesen Theilen sich bedeutend verengt, kommen die beiden Nervenknoten in der Bucht des Schädelraums, welche zwischen dem Schläfenflügelknorpel und der Ohrkapsel entsteht, in Berührung und verschmelzen so weit, dass ihre beiden Massen nur durch eine leichte Einschnürung unterscheidbar bleiben (*Taf. XVIII Fig. 326*). Dagegen vereinigt sich die ganglionäre Anlage des N. palatinus mit dem Ganglion des N. facialis sehr bald vollständig, sodass der erstere in der Folge nur wie ein Zweig des Gesichtsnerven erscheint. Der letztere versorgt sämmtliche Muskeln des Zungenbeinbogens. Sein Stamm folgt vom M. depressor mandibulae verdeckt und dem Quadratbeinknorpel angeschmiegt dem Verlaufe jenes Muskels bis zu dessen Ansatzpunkte, dem Unterkieferende, schlägt sich sodann um dieses an die Innenseite des Unterkiefers, um derselben entlang nach vorn zu verlaufen (*Taf. XVIII Fig. 326. 328. 329, Taf. XIX Fig. 335. 336, Taf. XX Fig. 348.*) Er bezeichnet also, sowie er im vorderen Theile des Zungenbeinbogens sich entwickelte, auch späterhin die Grenze desselben gegen den Unterkieferbogen. Auf diesem Verlaufe giebt der Stamm des Gesichtsnerven einen stärkeren Zweig an der Mitte des Unterkiefersenkers ab, welcher an die Aussenseite dieses Muskels tritt, gerade abwärts ziehend auch den M. levator ossis hyoidei überschreitet und dann an der Bauchseite des Zungenbeinbogens den vierten gleich zu erwähnenden Muskel desselben versorgt. Die Entwickelung der M u s k u l a t u r d e s Z u n g e n b e i n b o g e n s entspricht insofern derjenigen des Unterkieferbogens, als in jenem ebenfalls frühzeitig ein mittlerer heller Zellenstrang von kompaktem Gefüge als Muskelanlage, welche mit der Nervenanlage in Verbindung bleibt, sich von der umgebenden, mehr lockeren und pigmentirten Schicht von interstitiellem Bildungsgewebe absondert, und ferner dieser Zellenstrang der Form des ganzen Zungenbeinbogens entsprechend in einen oberen lateralen und einen ventralen Abschnitt zerfällt (*Taf. VII, XIII, XIV*). Der erstere füllt mit seiner Umhüllung von Bildungsgewebe, welches gleichfalls vom äusseren Segmente abstammt, den Seitentheil des Zungenbeinbogens vollständig aus, da die Seitenplatte dort schon vorher verdrängt war; er spaltet sich in den Senker des Unterkiefers und den Senker des Zungenbeins,

welche erst allmählich auseinandertreten (*Taf. XV Fig. 272, Taf. XVI Fig. 294. 299*). Die ventrale Muskelmasse des Zungenbeinbogens wächst mit einer Portion gerade vorwärts (M. levator ossis hyoidei), mit einer andern aber ebenso wie der M. submentalis quer gegen die Medianebene, in der er mit seinem Gegenstücke durch Vermittelung eines zarten Sehnenstreifens zum M. subhyoideus sich verbindet (*Taf. XVIII Fig. 328*). Als Erzeugniss eines lateralen Segments deckt er alle übrigen Theile des mittleren Keimblattes, welche aus der inneren Segmentschicht (Mm. sterno-, genio-hyoidei) oder der Seitenplatte (Zungenbein) hervorgegangen in seinem Bereiche liegen. Die ersteren sind schon mehrfach erwähnt, die Umbildung der ventralen Seitenplatte des Zungenbeinbogens aber noch nicht erörtert worden.

Anfangs, wenn die Grenzfalte oder die künftige Decke des Perikardialraumes unmittelbar hinter dem queren Kiefertheile des Vorderkopfes aufsteigt, existirt ein besonderer Bauchtheil des Zungenbeinbogens ebensowenig als ein solcher des Unterkieferbogens: beide Bögen laufen unter der ersten Schlundfalte unmerklich aus (*Taf. VII Fig. 119. 120*). Erst während der allgemeinen seitlichen Abplattung und Verlängerung des Embryo dehnt sich auch der Raum vor der Grenzfalte so weit aus, dass die hinunterwachsenden lateralen Segmente jener beiden Bögen auch deren ventrale Abschnitte abstecken können; bevor aber der Unterkieferbogen seinen queren ventralen Schluss erhält, haben seine Seitenhälften bereits angefangen, jene Drehung nach vorn und aussen um eine an ihrer hinteren Grenze oder in der ersten Schlundfalte befindlichen Axe auszuführen, wodurch zwischen ihren einander zugekehrten inneren Flächen die im Frontaldurchschnitte dreieckige innere Mundhöhle entsteht. Dadurch muss die noch indifferente Schlusseite beider Bögen in dem Boden der neuen Mundhöhle eine entsprechende Ausdehnung von annähernd dreieckiger Gestalt erahren (*Taf. XIV Fig. 249—253*). Die beiden lateralen Segmente des Unterkieferbogens benutzen aber diese Vergrösserung des ihnen zugewiesenen ventralen Raums nicht, indem sie während der gedachten Drehung eine Wachsthumsrichtung nach vorn, unten und innen erhalten, und so jenen dreieckigen Mundhöhlenboden nur mehr mit konvergirenden Schenkeln, deren hintere Theile nur Bindegewebe enthalten, einrahmen. Dafür breitet sich die ventrale Seitenplatte des Zungenbeins, welche bereits durch den Perikardialsack in zwei nach vorn konvergirende Hälften angeordnet war, in derselben Gestalt in jenen davor befindlichen Raum aus. Wesentlich beeinflusst wird die Entwickelung dieser Seitenplatte noch durch die Anlage der Schilddrüse. Sie ent-

wickelt sich aus einer Grube des Darmblattes, welche als Rest der früher bestandenen, durch die mediane Verwachsung der Oberhaut und des Darmblattes hervorgerufenen Einsenkung des letzteren hinter dem Unterkieferbogen zurückblieb (*Taf. VII Fig. 127—130, Taf. XIII—XV, XVI Fig. 292. 293*). Anfangs hängt sie noch nach vorn mit der medianen Scheidewand zusammen, welche jenen Bogen durchsetzt; nach dem Schwunde derselben erscheint die Anlage der Schilddrüse als ringsum freie, trichterförmige Vertiefung des Darmblattes, welche durch die geschilderte Ausdehnung des Mundhöhlenbodens in den vorderen Theil des Zungenbeinbogens geräth und dadurch von vorn her einen Einschnitt in dessen Seitenplatte veranlasst. Indem sich nun die letztere zu einer ventralen Knorpelanlage des Zungenbeinbogens verdichtet, nimmt dieselbe die durch die genannten Formbedingungen vorgeschriebene Gestalt an: sie besteht aus einer queren Platte, welche von beiden Seiten medianwärts und nach vorn sich verbreitert, aber gerade in der Mitte durch die Schilddrüsenanlage einen so tiefen Einschnitt erfährt, dass sie dadurch in zwei nach vorn konvergirende Seitenhälften zerfällt (*Taf. XVII Fig. 309*). Wo diese Hälften oder die grossen Zungenbeinhörner hinter dem sie trennenden vorderen Einschnitte zusammenstossen, bildet sich eine weichere Verbindungsmasse, unter welcher und dem sich dahinter anschliessenden Zungenbeinkörper die Schilddrüsenanlage in zwei divergirende Schenkel ausläuft, deren Enden sich zuletzt als kugelige Massen abschnüren, während der Stiel atrophirt* (*Taf. XVI Fig. 298, Taf. XVII Fig. 319, Taf. XVIII Fig. 332—334*). Die Seitentheile der grossen Zungenbeinhörner sind schmäler aber dicker als die platten Mittelstücke und besitzen zwei seitliche Höcker, einen vorderen, aufwärts gerichteten, welcher zur Seite der ersten Schlundfalte mit dem Quadratbeinknorpel in Gelenkverbindung tritt, und einen hinteren, weiter nach aussen vorragenden Höcker, welcher den Hebelwirkungen des Zungenbeinhebers und -senkers zum Angriffspunkte dient (*Taf. XVI, XVIII*). Der M. subhyoideus befestigt sich jederseits an der Bauchfläche desselben Höckers und mag schon in der Larvenzeit den Schlundhöhlenboden heben. Nach der Larvenmetamorphose thut er es gewiss, und zwar im Anschlusse an einen andern Muskel, dem die Stellvertretung des geschwundenen M. levator ossis hyoidei zufällt. Es ist der M. submaxillaris, welcher jedoch in der Larvenzeit so schwach ist, dass ihm eine nennenswerthe Wirkung nicht zugeschrieben werden kann (*Taf.*

* Eine ausführliche Entwickelungsgeschichte der Schilddrüsen des Frosches hat W. MUELLER geliefert (Nr. 71 III).

XVIII Fig. 328). Er entspringt an der Hinterfläche des Unterkiefers nach aussen von den Lippenmuskeln und strahlt unter den Mm. genio-hyoidei fächerförmig gegen die Medianebene aus, so dass seine vordersten Fasern quer, die hintersten schräg rückwärts verlaufen und mit einigen vorgeschobenen Fasern des M. subhyoideus sich sehr frühe verbinden. Während der definitiven Umbildung des Unterkiefers breitet sich der Ursprung des M. submaxillaris über die ganze Länge der lateralen Unterkieferstücke aus und nimmt in Folge ihrer Lageveränderung eine vollständig quere Stellung ein (*Taf. XX Fig. 348*). Die beiderseitigen Muskellagen verbinden sich gerade so wie der M. subhyoideus durch einen medianen Sehnenstreifen und erreichen jenen Muskel wenigstens in der Mitte, sodass die Anatomen bisher beide Muskeln bloss für zwei Partien eines einzigen ansahen (vgl. Ecker Nr. 90 S. 74). Nach ihrer Entwickelung* und ihren Ursprüngen sind sie aber füglich zu trennen. Die späte Ausbildung des M. submaxillaris ist aus dem provisorischen Kieferapparate der Larve verständlich: sie war verhindert durch die quere Lage des ganzen Unterkiefers, und zudem der Muskel zur Hebung des Mundhöhlenbodens überflüssig, da dieselbe bereits durch die breiten Zungenbeinhörner besorgt wurde. Sobald diese letztere Thätigkeit in der Metamorphose aufhört, tritt die Funktion des M. submaxillaris an ihre Stelle; da es mir aber für die Schling- und Athembewegungen nöthig scheint, dass der Boden der Mundhöhle und derjenige des Schlundes nicht gleichzeitig, sondern wie ich es von der Larve beschrieb, nacheinander gehoben werden, so halte ich auch die Wirkungen des M. submaxillaris und M. subhyoideus weder für gleichzeitige noch für durchaus analoge. Wird der erstere einem M. mylo-hyoideus verglichen, so dürfte der andere einem M. stylo-hyoideus am meisten entsprechen.

Der von den grossen Zungenbeinhörnern getragene, nach vorn verschmälerte und daher beinahe dreieckige Mundhöhlenboden ist anfangs glatt und eben; darauf erhält er seitlich kleine runde Papillen, aus seiner Mitte wächst aber ein ganz neues Organ hervor — die Zunge (*Taf. XV Fig. 283, Taf. XVI Fig. 303, Taf. XVII Fig. 318, Taf. XVIII Fig. 330*). Sie entwickelt sich unmittelbar hinter dem Ursprunge der Schilddrüse, und da die quere Scheidewand der beiden ursprünglichen Mundräume, der äusseren Mundbucht und der inneren Mundhöhle, über dem Unterkiefer aufsteigt, so ist

* Es kommt mir sehr wahrscheinlich vor, dass der M. submaxillaris nicht aus dem Zungenbeinbogen, in dessen Gebiete er später liegt, sondern aus dem Unterkieferbogen hervorgeht.

die Bildungsstätte der Zunge ganz unzweifelhaft der ursprüngliche Darmraum. Ihre Anlage besteht in einem nach vorn gerichteten Auswuchse des Darmblattes und des zwischen diesem und dem Zungenbeine befindlichen Bildungsgewebes der Seitenplatte, in welchem ich längere Zeit jede Spur von Muskeln vermisste. Diese scheinen erst während der Metamorphose aus einer einheitlichen Anlage hervorzugehen, welche von der Zungenbasis nach vorn (M. genio-glossus) und hinten (M. hyo-glossus) ausstrahlt und erst nach begonnener Bildung der Muskelfasern sich in zwei Massen sondert. Nach ihrem Ursprunge sind diese Muskeln von allen übrigen Kopfmuskeln verschieden und nur der gleichfalls aus der Seitenplatte (Visceralblatt) hervorgehenden Darmmuskulatur vergleichbar. — Im Anfange der histiologischen Differenzirung des Zungenbein- und Unterkieferbogens beginnt auch die Rückbildung der sie trennenden ersten Schlundfalte. Nachdem sie sich von der Oberhaut wieder abgelöst und ihre beiden Blätter lateralwärts zu einer einfachen Platte verschmolzen sind, schrumpft dieselbe zu einem unansehnlichen Klümpchen zusammen, welches sich endlich vom medialen Theile abschnürt und entweder ganz vergeht oder den gleichen Resten der zweiten Schlundfalte sich anschliesst, woraus, wie ich weiter unten zeigen werde, die Halsdrüse entsteht (*Taf. XV Fig. 271, Taf. XVI Fig. 294. 295. 300, Taf. XVII. Fig. 307*).

Die Umbildung des Zungenbeinbogens in der Larvenmetamorphose erfolgt im innigen Anschlusse an diejenige des K i e m e n a p p a r a t s, dessen Entwickelungsgeschichte daher der Betrachtung der ersteren vorangehen soll. — Wenn wir die anfangs weite und namentlich hohe Kopfdarmhöhle allmählich in einen viel breiteren aber spaltförmig niedrigen Raum sich verwandeln sehen, so sind die Ursachen davon unschwer in der Form- und Lageveränderung der Seitentheile jenes Darmraumes oder der so oft genannten lateralen Bögen des Kopfes zu erkennen. Darin gehen die zwei ersten und zugleich stärksten, der Unterkiefer- und der Zungenbeinbogen, voran, indem sie aus der ursprünglich nahezu senkrechten Lage in eine schräg nach vorn und unten gerichtete übergehen, und ihre unteren Abschnitte horizontal umlegen, wodurch die Höhe der von ihnen umschlossenen Mundhöhle in zweifacher Weise verkürzt wird. Diese Umbildung der beiden ersten Bögen beeinflusst diejenige der Kiemenbögen um so mehr, als sie schwächer angelegt sind und zwischen jene und den Rumpf eingekeilt sich nach allen Seiten äusseren Formbedingungen zu fügen haben. Indem der Zungenbeinbogen sich besonders stark zur Seite ausbaucht, zieht er den ersten Kiemenbogen zu derselben Breite aus, während der letzte Kiemen-

bogen in der zwischen Kopf und Rumpf entstandenen Einschnürung zurückgehalten wird; es muss folglich die Gesammtheit der Kiemenbögen schräg nach aussen und hinten gerichtet werden, wozu sich allmählich, in Anpassung an die betreffende Lage der zwei ersten Kopfsegmente noch die Richtung nach hinten und unten gesellt (*Taf. XIV, XVI, XXII*). Und selbst eine ventrale Umlagerung ihrer unteren Seitenflächen kommt an den Kiemenbögen zu Stande, obgleich dem ganzen Kiemenapparate eine freie Bauchseite anfangs fehlt. Der Boden der Schlundhöhle, welcher die ganz lateralen Kiemenbögen beider Körperseiten mit einander verbindet, ist zugleich die Decke des Perikardialraums und muss durch dessen stete Erweiterung ebenso beständig gehoben werden (*Taf. XIV, XV, XXI Fig. 369—371*). Dadurch werden aber die Kiemenbögen nach aussen vorgewölbt und endlich ihre unteren Abschnitte seitlich vom Schlundhöhlenboden beinahe horizontal umgelegt, sodass die darin enthaltenen Schlundfalten und ihre alsbald entstehenden spaltförmigen äusseren Mündungen nach unten und hinten sehen, während die oberen Kiemenbogenabschnitte, in deren Bereiche die Schlundfalten die Oberhaut nicht durchbrechen, aus- und aufwärts gekehrt bleiben. — Nach der Feststellung dieser allgemeinen Lageverhältnisse der Kiemenbögen gehe ich zur Entwickelungsgeschichte ihrer äusseren Segmente über.

Im ersten Kiemenbogen erzeugt das dritte laterale Kopfsegment den N. glosso-pharyngeus, dessen Wurzel hinter dem Ohrbläschen mit dem Ganglion des folgenden Hauptnerven, des N. vagus, verschmilzt (*Taf. XVI*). Von dort beschreibt der mit einem sehr langgezogenen Ganglion versehene N. glosso-pharyngeus den schon erwähnten Bogen unter das Gehörorgan, um seinen Kiemenbogen zu erreichen, und entsendet, bevor er in denselben eintritt, eine Anastomose zum N. facialis, den R. communicans. Im weiteren Verlaufe durch den ersten Kiemenbogen versorgt der N. glosso-pharyngeus dessen ebenfalls aus dem äusseren Segmente hervorgegangene Muskeln (*Taf. XVIII Fig. 325—328*). Es sind ihrer drei, welche nach ihrer Lage als Kiemenöffner zu bezeichnen sind. Der obere entspringt breit und dünn am Schädel, verdeckt den oberen Verlauf des Nerven und setzt sich über der ersten Kiemenspalte und mit ihrer Axe einen nach vorn offenen Winkel bildend an der Aussenfläche des Kiemenbogens an; ebenfalls an der Aussenfläche, aber tiefer, befindet sich die Insertion des zweiten Muskels, welcher am Aussenrande des Zungenbeinhorns entspringt; der dritte und unterste endlich ist wie der vorige schmal und platt und an der Bauchseite des Kiemenbogens zwischen diesem und dem

Innenrande des Zungenbeinhorns ausgespannt. Er enthält in der Larvenzeit das Ende des N. glosso-pharyngeus. — Das vierte und letzte laterale Kopfsegment bildet an seiner Wurzel das Ganglion und den Stamm des N. vagus, welcher anfangs über den Stammmuskeln des Kopfes und später zwischen den beiden Mm. intertransversarii capitis nach aussen hervortritt (vergl. S. 460). Seine Verbindung mit dem N. glosso-pharyngeus habe ich oben erwähnt; diejenige mit dem Hinterhirn erfolgt wohl zur selben Zeit wie an den übrigen Hirnnerven. Unter jener Nervenanlage theilt sich das vierte laterale Segment in 3 Streifen für den 2.—4. Kiemenbogen (*Taf. XV Fig. 275. 276, Taf. XVIII, XXI Fig. 371. 377*). Der vorderste liefert nur einen oberen Kiemenöffner des zweiten Kiemenbogens, demjenigen des ersten Bogens in Beschaffenheit und Befestigung ähnlich, und den zugehörigen zweiten Kiemennerv, welcher sich alsbald bis zum Ganglion vom gemeinsamen Stamme abspaltet. Der zweite Streifen des vierten Segments zieht an der Aussenseite des dritten Kiemenbogens hinab, welcher die Vorderwand der zwischen dem Kiemenapparate und dem Rumpfe frühzeitig angelegten und sich immer mehr vertiefenden Tasche bildete, sodass sie endlich bei äusserer Ansicht der enthäuteten Larve sich dem Blicke ganz entzieht. Die Muskeln dieses Segmentstreifens sind der dritte obere Kiemenöffner, welcher in allem den zwei ersten entspricht, und weiter unten der gemeinsame Kiemenschliesser, der am Grunde jener Tasche vom unteren Ende des dritten Kiemenbogens entspringt und an der unteren Grenze des ganzen Kiemenapparates, also lateralwärts vom M. sternohyoideus ziemlich horizontal nach vorn verläuft, alle Kiemenbögen unten umgreift und an der Bauchfläche des ersten endigt. Nach dieser Lage kann es freilich zweifelhaft erscheinen, ob der bezeichnete Muskel zum zweiten Theile des vierten lateralen Segments gehöre. Mir scheint aber seine Innervirung durch den zweiten Ast des N. vagus entscheidend zu sein, während die Verschiebung des Insertionsendes über den ursprünglichen Bezirk hinaus eine ganz gewöhnliche Erscheinung ist. Dasselbe gilt für einen anderen Muskel, welcher von der Basis des Kiemengerüstes entspringend unter den vom Bulbus arteriosus kommenden Gefässstämmen zum Zungenbeinkörper zieht, und in welchen hinein ich einen Ausläufer des zweiten Vagusastes verfolgen konnte. Der dritte Abschnitt des vierten lateralen Kopfsegments, welcher hinter der fünften Schlundfalte auf den vierten Kiemenbogen fällt, verwandelt sich ebenfalls in einen oberen flachen Muskel mit seinem Nerven. Es sind aber dieselben nicht nur für den vierten und kleinsten Kiemenbogen bestimmt. An der

äussersten Kopfgrenze gelegen schliesst er sich nämlich in dem Masse, als die schräge Verschiebung des Kiemenapparates nach hinten erfolgt, der unmittelbaren Fortsetzung der Schlundhöhle von aussen an, welche beim Uebergange in den Rumpf noch eine ungespaltene Seitenplatte um die Darmblattröhre enthält (*Taf. XV Fig. 275. 276, Taf. XVI Fig. 303, Taf. XVII Fig. 308. 318*). Dieser vorderste Abschnitt des Vordarms stellt in seiner unteren Hälfte die mit der darüber liegenden Speiseröhre noch weit kommunicirende Anlage des Kehlkopfes dar; und daher kommt es, dass die Hälfte unseres Kiemenmuskels schräg gegen den Kehlkopf ziehend sich an ihm befestigt und der betreffende Nerv zum vorderen Kehlkopfaste des N. vagus wird. Dieser hinterste Ast der im vierten Kopfsegmente entstehenden Nervenanlage spaltet sich in Folge seiner tiefen Lage nur wenig vom gemeinsamen Stamme ab, und erscheint daher als ein Seitenzweig, der zweite und stärkste Ast (3. Kiemennerv) dagegen als die eigentliche Fortsetzung desselben (*Taf. XVIII Fig. 326. 327*).

Wenn die bisher beschriebenen drei Vaguszweige die einzigen ursprünglichen und nach ihrer Entstehung zusammengehörigen sind, so verbinden sich doch im Laufe der Entwickelung ganz heterogene Nervenanlagen mit dem N. vagus, welche später als seine Aeste, der eine sogar als der eigentliche Vagusstamm gelten. Es sind dies die Seitennerven und der Eingeweideast des N. vagus. Jedoch gibt es im Vorderkopfe einen Seitennerven, welcher selbstständig bleibt, den ich aber hier mit beschreiben will. — Zur Zeit, wann die Sonderung des zweiten lateralen Segments im Zungenbeinbogen beginnt, bemerke ich eine längliche Verdickung der Oberhaut zwischen dem Gasser'schen Ganglion und demjenigen des Gesichtsnerven (*Taf. XIII Fig. 233*). Das obere Ende dieser Verdickung löst sich von der übrigen Haut ab, wächst bis zum Hinterhirn hinauf, mit dem es sich verbindet und verwandelt sich in einen Nervenstamm (*Taf. XV Fig. 272, Taf. XVI Fig. 291. 294. 295, Taf. XVII Fig. 304*). Die eigentliche Hautverdickung wird gangliös und zieht sich ebenfalls in einen zweitheiligen Nerven aus, der mit der Oberhaut in eigenthümlicher Verbindung bleibt, indem er die in seinem Verlaufe entstehenden Seitenorgane des Kopfes versorgt (*Taf. XIX Fig. 344. 345*). Sein Stamm kommt über dem Orbitalflügelknorpel hervor, theilt sich hinter dem Auge und umfasst dasselbe innen und aussen, um darauf in der Kiefergegend auszulaufen (*Taf. XVIII Fig. 325—327*). An gehärteten Larven ist sein Verlauf schon äusserlich an den Seitenorganen kenntlich, welche Reihen von hellen Punkten darstellen. Ebenso entsteht etwas später der dorsale und der ventrale Seitennerv des Rumpfes.

Der erstere geht von einer gangliösen Anschwellung aus, welche dicht hinter dem Ganglion des N. vagus in horizontaler Richtung sich von der Haut ablöst und wegen dieser Lage sich leicht mit jenem Ganglion verbindet; der aus dieser Anlage ausgesponnene Nervenstamm verläuft in der schon erwähnten Seitenlinie des Rumpfes, also längs der Grenze zwischen den oberen und unteren Stammuskelhälften (*Taf. XIV Fig. 251. 262—265, Taf. XV Fig. 276—278, Taf. XVI Fig. 291. 296. 302, Taf. XVII. Fig. 305*). Bei den Anurenlarven wird jedoch durch die starke Auftreibung des Bauches und die Abhebung der Oberhaut von den tieferen Organen die Reihe der Seitenorgane aus ihrer ursprünglichen Lage aufwärts verdrängt; bei den Tritonen verharrt sie aber in derselben (*Taf. XVIII Fig. 325. 326, Taf. XIX Fig. 341. 342*). Da übrigens Stannius (Nr. 80 II S. 148) und Fischer (Nr. 82 S. 34) an Tritonen nur einen Seitennerven des Rumpfes kennen, so bemerke ich, dass ihre Larven ebenso wie Proteus und Menobranchus drei solcher Nerven besitzen, indem sowohl über dem beschriebenen ein oberster Seitennerv verläuft, als auch der ventrale vorkommt. Der letztere entwickelt sich übrigens bei der Unke ebenso selbstständig wie der obere Seitennerv an der vorderen Grenze des Rumpfes, vor der Anlage des M. scapulo-mastoideus und ihr parallel; aufwärts verbindet er sich mit dem Hauptstamme des Vagus ziemlich entfernt vom Ganglion, in der Nähe der Bauchseite wendet er sich rückwärts, um in einer grossen S-förmigen Biegung die Spinalnerven zu kreuzen (*Taf. XV Fig. 276, Taf. XVI Fig. 300, Taf. XVIII Fig. 325—327*). — Der Eingeweideast des N. vagus besitzt ebenfalls eine durchaus selbstständige Anlage in einem länglichen Ganglion, welches sich jederseits in der Wand der Speiseröhre über der Lungenwurzel bildet und daher dem ursprünglichen Vagusstamme sehr nahe liegt (*Taf. XVIII Fig. 327*). Er verbindet sich zuerst mit demselben dicht unter dessen Ganglion durch einige dünne Fädchen, dann immer fester, indem er sich ihm abwärts eine Strecke weit anlegt, sodass der Eingeweideast endlich ziemlich tief unter dem Ganglion vom N. vagus abgeht (*Taf. XIX Fig. 343*). Und wenn er bisher für den Stamm des N. vagus gehalten wurde, aus welchem die Schlund- und Hautzweige mit wesentlich anderem Ziele entsprängen, so erhellt aus den angeführten Thatsachen, dass dieser in einer gemeinsamen Wurzel vereinigte Nervenkomplex gar nicht aus einer einheitlichen Nervenanlage, ja nicht einmal innerhalb derselben Embryonalanlage sich entwickelt, vielmehr der typische Kopfnerv nur in der Verzweigung der Schlundnerven und des vorderen Kehlkopfastes zu suchen ist, während die Hautäste und der scheinbare Stamm (Eingeweideast)

nach Genese und Wirkung ganz anderen Gebieten des Rumpfes angehörig und ohne eigene Verbindung mit dem Centralnervensytem erst nachträglich sich jenem typischen Kopfnerven anschliessen.

Von der Seitenplatte der Kiemenbögen habe ich schon erwähnt, dass ihr Bildungsgewebe allmählich zwischen den Perikardialsack und das Darmblatt wächst und auf diese Weise die inneren Theile der Kiemenbögen zum ventralen Schlusse und ausserhalb des Bereichs der Schlundfalten zur kontinuirlichen Wiedervereinigung bringt. Dieses Bildungsgewebe verbindet sich vorwärts mit der Anlage der grossen Zungenbeinhörner und geht rückwärts in die Seitenplatte des Rumpfes über, welche den unmittelbar angrenzenden Darmtheil, die Kehlkopfanlage, gleichfalls zwischen Perikardialsack (Sinus venosus) und Darmblatt (Kehlkopfepithel) an der Bauchseite umgreift (*Taf. XIV—XVI*). Die erste histiologische Umbildung der Seitenplatte des Kiemenapparats beginnt aber nicht in dem eben geschilderten neugebildeten Theile des Schlundhöhlenbodens und im Anschlusse an die ihm homologen vorderen Zungenbeinhörner, sondern in den lateralen Kiemenbögen selbst. In jedem derselben entsteht nämlich eine Knorpelanlage, welche, seiner Axe folgend, zwischen dessen äusseren Segmenttheilen, Muskeln und Nervenstämmen, und der inneren Darmblattauskleidung einen entsprechend gebogenen cylindrischen Stab darstellt, welcher aufwärts an die Schädelbasis anstösst, und dessen unteres Ende in dem Schlundhöhlenboden eine Fortsetzung erhält (*Taf. XVI, XVII*). Zwischen dem vordersten Paare dieser einander gegenüberstehenden unteren Fortsetzungen der Kiemenknorpel finde ich ein gesondertes medianes Stück, welches mit dem homologen Mittelstücke der ersten Zungenbeinhörner in Verbindung steht; und aus dem späteren Verhalten der übrigen Knorpelanlagen schliesse ich, dass alle Kiemenknorpelpaare im Schlundhöhlenboden anfangs solche mediane Schlussstücke besitzen (*Fig. 318*). Dies ist desshalb nicht leicht unmittelbar festzustellen, weil die Sonderung der genannten Anlagen im Schlundhöhlenboden nur kurze Zeit besteht; nachdem sie aber dort zu einer kontinuirlichen Knorpelplatte, dem Zungenbeinkörper, verschmolzen sind, zeigt derselbe in der Mittellinie eine Reihe flacher runder Vorsprünge, welche ich eben auf jene Copulae beziehe (*Taf. XVIII Fig. 332*). Er füllt den ihm zugewiesenen Raum zwischen den grossen Zungenbeinhörnern, den Kiemenbögen und dem Rumpfe vollständig aus und entlehnt daher seine Gestalt von den Grenzen des Schlundhöhlenbodens. Dieser verschmälert sich von der grössten vorderen Breite, welche über der queren

Drehungsaxe beider Zungenbeinhörner liegt, nach hinten zu, ebenso wie es am Mundhöhlenboden nach vorn zu der Fall ist, sodass beide einen rautenförmigen Plan herstellen (*Taf. XVIII Fig. 330*). Der Zungenbeinkörper wird daher zwei zum Kehlkopf konvergirende hintere Seitenränder erhalten, welche jederseits die untere Grenze der bereits schräg verschobenen Kiemenbögen bezeichnen. An seinem hinteren Ende läuft er in zwei kurze Fortsätze aus, welche abwärts vom letzten Kiemenknorpel gleich diesem schräg nach aussen und hinten gerichtet sind und den Kehlkopf von unten umgreifen, sodass dieser in den durch jene Fortsätze oder die hinteren kleinen Zungenbeinhörner gebildeten Ausschnitt eingefügt erscheint. Lateralwärts von der Wurzel dieser hinteren Hörner liegen die beiden Schilddrüsen. Der Vordertheil des Zungenbeinkörpers zeigt dagegen entsprechend dem ihn aufnehmenden stumpfen Winkel, unter welchem die vorderen Zungenbeinhörner zusammentreffen, eine mediane Spitze. Die beiden von derselben ausgehenden Kanten stossen übrigens nicht gerade auf die angrenzenden Kanten jener Hörner, sondern schieben sich seitwärts etwas unter dieselben, sodass die sich senkenden Hörner des Zungenbeins auch den Vordertheil seines Körpers hinunterdrücken, zugleich aber dessen hintere Hälfte heben.

Ich kann mich nun zum wichtigsten, dem eigentlichen respiratorischen Theile des Kiemenapparats wenden. Sobald die Kiemenbögen nach aussen vorgewölbt und ihre unteren, die äusseren Spaltmündungen enthaltenden Abschnitte ventral umgelegt sind, beginnen an ihrer von der Oberhaut überzogenen pigmentirten Aussenfläche fingerförmige Fortsätze auszuwachsen, welche unter der Haut Bildungsgewebe mit je einer Gefässschlinge des den ganzen Bogen durchziehenden Hauptgefässes (Aortenbogen) enthalten* (*Taf. XIV—XVII*). Diese ersten äusseren Kiemenfransen sind auf das laterale Ende der ventralen Kiemenbogenabschnitte beschränkt, was man aber erst bei einer gewissen Ausdehnung der letzteren und der von ihnen eingefassten Kiemenspalten deutlich erkennt; sie stehen büschelweise, sind am ersten Kiemenbogen am längsten und nehmen bis zum dritten an Länge ab. Der vierte Kiemenbogen entwickelt solche Kiemen nicht. Anfangs hängen sie frei in's Wasser hinein und sind daher äusserlich sichtbar; bevor aber die hinteren genügend entwickelt sind,

* Eine ausführliche Beschreibung der Gefässverzweigungen in den äusseren Kiemen der Froschlarven hat Rusconi geliefert (Nr. 6 S. 51—53); dieselben Organe der Unkenlarven sind zu einer gleichen Untersuchung weniger geeignet, doch glaube ich Rusconi's Angaben im allgemeinen auch für diese Larven bestätigen zu können.

beginnt vorn die Bildung des Kiemendeckels, welcher sie alsbald völlig verdeckt und der Ansicht von aussen entzieht (*Taf. XV Fig. 273*, *Taf. XVI Fig. 299—301, Taf. XVII*). Die Oberhaut und das subepitheliale Bildungsgewebe des Zungenbeinbogens wachsen nämlich in einer wulstigen Falte über dessen hintere Grenze hinaus; diese Anlage des Kiemendeckels geht aber nur über die ventralen, die äusseren Kiemenfransen erzeugenden Abschnitte der Kiemenbögen frei hinüber, verwächst aber sowohl mit den oberen Abschnitten, welche von den Schlundfalten nicht mehr durchbrochen werden, als auch unter den Kiemenbögen mit der Hautbedeckung des Perikardialsackes, sodass die Anheftung des Kiemendeckels aus einer geraden Linie in eine bogenförmige übergeht, welche den respiratorischen Kiemenapparat von vorn her auf- und abwärts umkreist. Hinter demselben geht sie nicht etwa auf den letzten im Grunde der tiefen Grenzeinschnürung zwischen Kopf und Rumpf befindlichen Kiemenbogen über, sondern umzieht diese ganze Bucht von oben, um dann hinter ihr und sogar unmittelbar hinter der Anlage der vorderen Gliedmassen auf der Bauchhaut fortzugleiten. In gleicher Weise umwächst der Kiemendeckel den Kiemenapparat auch von unten, sodass sein freier Rand hinter und unter demselben einen engen Zugang zu dem ganzen überdeckten Raume, dem äusseren Kiemensacke oder der äusseren Kiemenhöhle, begrenzt (*Taf. XX Fig. 252—258*). Solange jene Oeffnung noch breit und nicht weit nach hinten vorgerückt ist, hängen die beschriebenen Kiemenbüschel aus ihr heraus; sobald sie aber abwärts und rückwärts vorgeschoben sich in einen engen allseitig von der Oberhaut ausgekleideten Kanal verwandelt, werden jene Büschel vollständig in den äusseren Kiemensack aufgenommen, welcher übrigens nach dem Gesagten nicht nur die äusseren Kiemen, sondern auch die vordere Extremität beherbergt. Indem die beiderseitigen etwas abgeplatteten Kiemengänge oder Athemröhren in der angegebenen Richtung gleichmässig vorrücken, stossen sie in der Mittellinie des Bauches zusammen und vereinigen sich alsdann zu einer einzigen Oeffnung, welche noch weiter rückwärts wächst, sodass aus jener Vereinigung beider Röhren noch ein gemeinsames medianes Endstück ausgezogen wird (*Taf. XVIII Fig. 328*). Diese Beschreibung der Athemröhren gilt übrigens zunächst nur für die Larven der Unke und der gemeinen Kröte. Bei den übrigen Anuren verbinden sich beide Kiemensäcke durch einen queren ventralen Kanal, ohne dass die Kiemendeckelöffnungen zusammentreffen, sodass der rechte Kiemensack, auch nachdem seine Oeffnung sich geschlossen hat, durch jenen Verbindungskanal und die erhalten bleibende linke

Oeffnung einen Ausgang behält (vergl. v. BAER Nr. 9 S. 304—305). Merkwürdigerweise schweigen die späteren Darstellungen von jenem Verbindungskanale, sodass der Schein erweckt wird, als wenn durch den Verschluss der rechten Oeffnung der betreffende Kiemensack einen Ausgang überhaupt verliert (vergl. REMAK Nr. 40 S. 156, ECKER Nr. 41 Taf. XXIII Fig. XXVII—XXIX). Die Lage des unpaaren Kiemenlochs korrespondirt übrigens mit der Stellung des Hautafters: ist jene median, so ist es auch diese, dem bloss linkerseits erhaltenen Kiemenloche entspricht eine Verschiebung des Afters an die rechte Seite der ventralen Schwanzflossenwurzel.

Nachdem die Kiemendeckel vollendet, beginnen die in dem engen Kiemensacke eingeschlossenen Kiemenfransen zu atrophiren; dafür wachsen aber an den bis dahin freien medialen Abschnitten der Kiemenspaltränder neue und zwar verzweigte Kiemenfransen — bei den Fröschen sind auch die ersten verzweigt — nach aussen hervor, welche kürzer als die ersten sind, aber dichter und nach der Ausdehnung der ganzen Spalten in längeren Reihen stehen (*Taf. XVIII Fig. 325. 328, Taf. XIX Fig. 335*). Da jeder Rand eine Kiemenreihe trägt, so besitzen der erste und vierte Kiemenbogen je eine, der zweite und dritte zwei Reihen. Ich bezeichne diese neuen Kiemen zum Unterschiede von den ersten, am lateralen oder oberen Ende jedes Kiemenbogens entspringenden als die medialen; diese beiden Gruppen sind aber nach ihrem Ursprunge an der von der Oberhaut überzogenen Aussenseite der Kiemenbögen durchaus gleichwerthige Bildungen und können daher ohne Rücksicht darauf, ob sie vom Kiemendeckel stets verdeckt werden oder nicht, um so mehr gleicherweise Aussenkiemen genannt werden, als die Anurenlarven noch eine ganz andere Art von Kiemen besitzen, welche weder an der Aussenseite des Körpers entstehen, noch an dieselbe hervortreten. Diese Innenkiemen entwickeln sich nämlich an den einander zugekehrten vom Darmblatte überzogenen Flächen einiger Schlundfalten. Von der ersten derselben war bereits die Rede; die zweite bildet sich in ähnlicher Weise zurück, indem sich ihre beiden Blätter von der Oberhaut trennen und lateralwärts zu einer einfachen Scheidewand verschmelzen, sodass nur der mediale Abschnitt dieser Schlundfalte unmittelbar vor dem inneren Kiemenapparat zu einer Seitenbucht der Schlundhöhle sich eröffnet (*Taf. XVII Fig. 317—319, Taf. XXI Fig. 369*). Jene Scheidewand trennt noch einige Zeit den ersten Kiemenbogen von der ihn nach aussen bedeckenden Fortsetzung des Zungenbeinbogens oder der Wurzel des Kiemendeckels; später löst sie sich von dem medialen Darmblatte vollständig ab und

ballt sich zu einem runden Körperchen zusammen, welches als Halsdrüse durchaus den ähnlichen Rückbildungsprodukten der Schlundfalten bei höheren Wirbelthieren, den sogenannten Nebendrüsen der Schilddrüse entspricht (vgl. Remak Nr. 40 S. 123) und daher mit einer Thymus nicht verglichen werden kann, wie es durch Leydig geschieht (Nr. 81 S. 63. 64 Anm.). Sie verschiebt sich alsbald unter den ersten oberen Kiemenöffner (*Taf. XVIII Fig. 325, Taf. XIX Fig. 335*). Die mediale Bucht der zweiten Schlundfalte befindet sich nach dem Schwunde der sie ursprünglich vorn begrenzenden Muskeln des Zungenbeinbogens und des hinter ihr liegenden ersten Kiemenknorpels zwischen dem Quadratbeinknorpel und den Schlundmuskeln oder den umgewandelten Kiemenöffnern und unter dem Stamme des Gesichtsnerven. Bald nach der Metamorphose wird sie bei der Unke, einigen verwandten Anuren und allen Urodelen (vgl. Stannius Nr. 80 II S. 161) vollständig ausgeglichen; bei anderen Anuren (Rana, Bufo etc.) bleibt sie aber, wie ich es an Larven von Rana esculenta fand, als Anlage der Paukenhöhle und der Tuba Eustachii erhalten.

Zeigen uns nun die zwei ersten Schlundfalten der Batrachierlarven eine theilweise oder vollständige Rückbildung, so deutet die Entwickelung der folgenden Falten bei allen von mir untersuchten Anuren jedenfalls ihre ursprünglichere Bestimmung an. Nachdem die Falte in ihrem unteren Theile die Oberhaut erreicht hat, spaltet sie sich der Länge nach, sodass jedes Faltenblatt einen eigenen lateralen Saum erhält (*Taf. XIV Fig. 248*). Diese Säume divergiren an der entgegenstehenden Einsenkung der Oberhaut so, dass sie dieselbe zwischen sich fassen, und erst dann spaltet sich auch die Oberhautrinne, sodass jeder Spaltrand der Oberhaut mit dem unter ihn geschobenen Darmblattsaum verschmilzt (*Fig. 254, Taf. XVII Fig. 308*). Während nun an den Aussenflächen der Kiemenbögen die lateralen Aussenkiemen entstehen, entfernen sich die beiden Blätter der früheren Darmblattfalten von einander und erzeugen so je einen anfangs platten Raum, der aber durch beständige Erweiterung sich in eine runde Höhle verwandelt (*Fig. 317. 318, Taf. XXI Fig. 370*). Dies hängt natürlich lediglich von der Formveränderung der Kiemenbögen ab. Würden sie ihre früheren Dimensionen in querer und sagittaler Richtung beibehalten, so könnten sie auch später nur cylindrische Spangen und die ursprünglichen Schlundfalten zwischen ihnen bloss die Auskleidung unmittelbarer Spaltöffnungen der Schlundhöhle darstellen. Indem sie aber frühzeitig sich in querer Richtung ausdehnen und dabei dünner werden, verwandeln sie sich in wirk-

liche Scheidewände der in der Bildung begriffenen Schlundfaltenräume oder der inneren Kiemenhöhlen. Diese Ausbildung der Kiemenbögen bezieht sich aber nicht auf ihre Aussenseiten, welche daher nicht zu dünnen Aussenrändern der queren weit auseinanderstehenden Innenwände werden und so die Kiemenspalten ausserordentlich erweitern, sondern im Gegentheil von Anfang an in sagittaler Richtung, rechtwinkelig zu jenen Wänden sich in demselben Masse ausdehnen, als die letzteren sich von einander entfernen oder die zwischenliegenden Höhlen sich erweitern; diese nach aussen und unten gewölbten Aussenwände schliessen also die inneren Höhlen bis auf die ursprünglichen Spaltöffnungen gegen den äusseren Kiemensack ab (*Taf. XVIII Fig. 330*). Doch ist die Betheiligung der einzelnen Kiemenbögen an der Herstellung des inneren Kiemenapparats eine ungleiche. Da der erste Bogen mit seiner vorderen Darmblattfläche theils die Paukenhöhlenbucht begrenzt, theils seitlich mit der Wurzel des Kiemendeckels sich verbindet, so bildet er keine innere Kiemenscheidewand, sondern nur die ausgedehnte Vorderwand der ersten inneren Kiemenhöhle. Im 2. und 3. Kiemenbogen stossen die queren Innenwände auf die Längsaxe der gewölbten Aussenwände, sodass der horizontale Durchschnitt dieser Verbindung T-förmig wird; der 2. umschliesst die hintere Hälfte der ersten und die Vorderhälfte der zweiten Kiemenhöhle, der 3. ebenso die zweite und dritte Kiemenhöhle. Der 4. und letzte Kiemenbogen endlich legt sich in Ermangelung einer sechsten Schlundfalte rückwärts und einwärts an den Kehlkopf an, sodass seine freie, etwas rückwärts geneigte Vorderfläche zur hinteren Schlusswand der dritten Kiemenhöhle wird, seine hintere Hälfte aber bereits in die Zusammensetzung des Kehlkopfs eingeht. Auf diese Weise nehmen an der Bildung des inneren Kiemenapparates nur zwei ganze Kiemenbögen, der 2. und 3., und zwei halbe, der 1. und 4., Theil. In die geschilderte äussere Formveränderung der Kiemenbögen werden aber nicht alle ihre inneren Bestandtheile gleichmässig hineingezogen; indem sich ihre anfangs cylindrischen Knorpel in der Aussenwand und mit ihr abplatten, schliessen sie die inneren Kiemenhöhlen vollständig gegen die äusseren Segmente und die Aussenkiemen ab; selbst die Gefässstämme der letzteren, die Aortenbögen, bleiben in äusseren Längsrinnen der Knorpel liegen. Im ersten Kiemenbogen setzt sich die Knorpelplatte auf die Vorderwand der ersten Kiemenhöhle fort, im letzten Bogen ebenso auf die Hinterwand der dritten Höhle; wie weit dies in den Scheidewänden des 2. und 3. Bogens geschieht, weiss ich nicht. Die zwei ersten Knorpelplatten artikuliren am Zungenbeinkörper, die zwei folgenden verschmelzen alsbald mit dem-

selben und unter einander zu einer einzigen von der kleinen dritten Kiemenspalte durchbrochenen Platte (*Taf. XVIII Fig. 332*). Aehnlich verbinden sich die oberen Enden aller Knorpel einer Seite. — Die inneren Kiemenhöhlen werden aber nicht bloss gegen einander und nach aussen in der beschriebenen Weise abgeschlossen, sondern auch nach innen gegen die Mundhöhle. An den beiderseitigen, nach hinten konvergirenden Grenzen des inneren Kiemenapparats und des Schlundhöhlenbodens erhebt sich nämlich sehr frühe ein Wulst, welcher sich darauf in eine niedrige aber breite Leiste mit zwei scharfen Rändern verwandelt, von denen einer gegen die Schlundhöhle, der andere gegen die Kiemenhöhle vorragt (*Fig. 330. 370*). Vorn und auswärts geht jene Leiste in die Vorderwand der ersten Kiemenhöhle über; die zwei folgenden Scheidewände laufen an ihr mit vorspringenden Ecken aus, wodurch die Leiste festonartig geschweift erscheint. Die hinteren Ecken beider Leisten verbinden sich quer vor dem Kehlkopfe, wobei sie eine ziemlich weite Kommunikation des letzten Kiemenhöhlenpaars überdachen; der Kehlkopf wird daher vorn und seitlich von einer kontinuirlichen Bucht, einer Art Vorhof, umgeben. Jener unteren Grenzleiste des inneren Kiemenapparats entgegen entwickelt sich von der Schlundhöhlendecke ein länglicher Wulst, welcher vorn mit den Leisten, aber hinten weder mit ihnen noch mit seinem Gegenstücke sich verbindet (*Fig. 329*). Auch reichen die queren Scheidewände nicht bis zu ihm hinauf, sodass die drei Kiemenhöhlen unvollkommen geschieden bleiben. Immerhin bilden die beiderlei Vorsprünge einen solchen Abschluss der Kiemenhöhle gegen die Schlundhöhle, dass nur eine spaltförmige Verbinduug zwischen ihnen übrig bleibt. An der Innenfläche unserer Kiemenhöhlen, welche ausschliesslich vom Darmblatte gebildet wird, entwickelt sich eine nicht geringe Anzahl gegen die äusseren Spalten rechtwinkelig auslaufender zarter Leistchen; sie fehlen nur an der glatt bleibenden Höhlendecke. Aus ihren Rändern sprossen kleine kolbige oder verzweigte Blättchen hervor, welche ihnen ein zickzackförmiges Aussehen verleihen. Diese Leistchen, welche mit ihren Auswüchsen die Oberfläche der inneren Kiemenhöhlen ansehnlich vergrössern, finde ich mit Blut gefüllt und kann sie daher nur für einen respiratorischen Apparat halten, woraus sich die Bedeutung der inneren Kiemenhöhlen ergibt.

Während der Larvenmetamorphose gehen auch im Hinterkopfe Rückbildung und Fortentwickelung neben einander her. Indem die lateralen Muskeln des Zungenbeinbogens (Mm. depressor mandibulae, depressor et levator ossis hyoidei) schwinden, wird auch die ganze Hebeleinrichtung der grossen Zungen-

beinhörner überflüssig. Es schwindet der den Zungenbeinkörper überragende Rand ihrer breiten medialen Platten und macht einem Ausschnitte Platz; medianwärts von diesem verschmelzen sie mit dem Körper und beschreiben von diesem aus jederseits einen nach vorn konvexen Bogen, während ihre Seitentheile die Gelenkverbindung mit dem Quadratbeinknorpel aufgeben und sich schlank ausziehend zur Schädelbasis hinaufwachsen, an der sie sich befestigen (*Taf. XVIII Fig. 332—334*). Der Zungenbeinkörper wächst in die Breite und erhält dadurch einen weiten Ausschnitt zwischen den Ursprüngen der grossen Hörner; der hintere Seitenrand, welcher den Kiemenknorpeln zum Ansatze diente, erscheint nach dem Schwunde derselben ebenfalls tief ausgeschnitten, indem ein Rest des ersten jener Knorpel ihn mit einer vorderen, das stärker sich entwickelnde hintere Zungenbeinhorn mit einer hinteren Spitze versieht. In den Grund dieses Ausschnittes hat sich jederseits die Schilddrüse eingebettet; indem er sich aber rückwärts zusammenzieht, richtet sich der ursprüngliche Vorderrand des Zungenbeinkörpers immer entschiedener seitwärts und wächst in derselben Richtung bogenförmig aus. Das ganze Wachsthum des Zungenbeinapparats lässt ihn aber trotzdem im Verhältniss zu den übrigen Kopftheilen bedeutend zurücktreten, sodass aus den breiten horizontalen Knorpelstücken, welche den Boden der Mund- und Schlundhöhle in der Larvenzeit vollständig einnahmen und die Schaukelbewegung seiner Hebung und Senkung besorgten, ein von der Schädelbasis hinabhängendes schlankes Knorpel- und Knochengerüst geworden ist, dessen ventrales Schlussstück nur einen kleinen Theil des Mundhöhlenbodens einnimmt und mit seinen Bewegungen unmittelbar nicht viel zu thun hat. Während es in dieser seiner früheren Funktion durch die zum Theil neugebildeten Mm. subhyoideus und submaxillaris ersetzt wird, erscheint es dagegen mehr als eigentliches Zungenbein, d. h. als Träger der stärker auswachsenden Zunge. — Die am meisten in die Augen fallende Veränderung am Hinterkopfe ist der Schwund des Kiemenapparats. Zuerst schrumpfen und schwinden die Aussenkiemen mit den sie stützenden Knorpeln, worauf auch die Kiemenspalten sich schliessen. Der Kiemendeckel, welcher auch die Vordergliedmassen in den äusseren Kiemensack einschloss, wird zuerst von denselben durchbrochen, sodass sie wie aus kurzen Aermeln hervorragen (*Taf. XIX Fig. 335. 336*); dann verwächst er mit den anliegenden Kiemenbögen und geht auf diese Weise in die Haut der Schlundwand über. Aehnlich schwinden die Athemröhren in der Bauchhaut. Die inneren Kiemen atrophiren erst später; die verödeten inneren Kiemen-

höhlen bestehen noch bis ans Ende der Metamorphose, und es ist mir wenigstens bei Hyla wahrscheinlich geworden, dass sie sich in die dem Kehlkopfe vorn und seitlich angeschlossenen Kehlsäcke ausziehen. Die auf einen schmalen Streifen hinter und unter dem Gehörorgan reducirte Schlundwand wird nur noch von den Kiemennervenstämmen (N. glossopharyngeus, Rami n. vagi) und den früheren oberen Kiemenöffnern umgürtet, welche von der gesammten Muskulatur dieser Gegend allein übrig bleiben und, indem ihre unteren Ansatzenden bis zum Zungenbeinkörper hinabrücken, sich in die Konstriktoren des Schlundes verwandeln (Mm. petro-hyoidei Ecker Nr. 90, S. 77. 78), deren vorderster den Stamm des N. glossopharyngeus und wenigstens noch einige Zeit nach der Metamorphose die Halsdrüse halb verdeckt (*Taf. XIX Fig. 342. 343*). Die Bauchseite des Schlundes, also auch des ganzen Zungenbeinkörpers tritt in Folge des Zurückweichens des Perikardialsackes in unmittelbare Berührung mit den breiter gewordenen ventralen Längsmuskeln, den Mm. sterno- und genio-hyoidei, welche wiederum entsprechend den ursprünglichen Lagebeziehungen der zu Grunde liegenden Segmentschichten von unten durch die Mm. subhyoideus und submaxillaris völlig verdeckt werden. Die Kiemennervenstämme behalten die Zweige, mit welchen sie die erhalten bleibenden Schlundmuskeln versorgen, der N. glossopharyngeus zudem seine Verbindung mit dem N. facialis; ihre untern Fortsetzungen erhalten aber in Folge des Schwundes der unteren Kiemenmuskeln eine andere Verwendung. Der N. glossopharyngeus, dessen unteres Ende schon anfangs zwischen dem grossen Horne und dem Körper des Zungenbeins lag (*Taf. XVIII Fig. 328*), kommt mit dem N. hypoglossus, welcher den Mm. geniohyoidei folgt, dadurch, dass die Zungenbeinmuskulatur sich unter dem Zungenbein ausbreitet (M. hyoglossus), in die unmittelbare Nähe derselben; und da die Zunge keine eigenen Nervenanlagen besitzt, so bezieht sie die nöthigen Nervenzweige von jenen ihr zunächst liegenden Nervenstämmen, und zwar aus dem Bereiche sowohl der inneren Segmentschicht des Rumpfes (N. hypoglossus) als der äusseren Kopfsegmente (N. glossopharyngeus) (*Taf. XX Fig. 348*). Durch die Verschiebung des Unterkiefersuspensoriums nach hinten werden beide Nervenstämme im lateralen Verlaufe gleichfalls zurückgedrängt und beschreiben daher, bevor sie die Bauchseite des Kopfes erreichen, zwei parallele nach hinten konvexe Bögen (*Fig. 343*). Zwischen denselben liegt der Vagusstamm, dessen Verzweigung eigentlich nach allen Richtungen ausstrahlt. Seine drei ursprünglichen Aeste bleiben in zwei Schlundnerven und dem vorderen Kehlkopfnerven erhalten; in

welcher Weise der mit ihm nachträglich verbundene Eingeweideast später als die eigentliche Fortsetzung des Stammes erscheint, habe ich bereits erörtert. Nach dem Schwunde der Seitennerven entsendet der Vagusstamm, sei es direkt oder aus den Wurzeln jener Nerven Zweige in die benachbarten Hals- und Schultermuskeln.

Ich glaube in dem beschreibenden Theile die wesentlichsten Momente in der Entwickelungsgeschichte des Batrachierkopfes genügend hervorgehoben zu haben. Das Hirn, die Sinnesorgane und die Oberhaut sind wegen ihrer Grösse, scharfen Sonderung und ihrer oberflächlichen Lage zu jeder Zeit leicht zu unterscheiden und einzeln zu verfolgen; im übrigen spielen sie mit Ausnahme des Hirns in der allgemeinen Architektonik des embryonalen Kopfes keine wesentliche Rolle und finden nur gelegentlich in ihren Lagebeziehungen zu den übrigen Theilen Beachtung. Am Hirn spricht sich aber ein sehr bedeutsames Formverhältniss des Kopfes aus, nämlich die Axenbiegung, wodurch Vorder- und Hinterkopf bleibend geschieden und für den ersteren ganz besondere Lageverhältnisse herbeigeführt werden. Als einheitliche Embryonalanlage nimmt daran unmittelbaren Antheil das Darmblatt, was aber bisher nicht richtig aufgefasst wurde. Am mittleren Keimblatte ist eine solche Biegung desshalb nicht immer unmittelbar nachweisbar, weil es keine durch alle Kopfregionen zusammenhängende Bildung bleibt. Dafür bietet aber seine Sonderung in die verschiedenen Segmente, die daraus hervorgehende Gliederung ihrer den verschiedensten Organsystemen angehörigen Erzeugnisse und endlich die theilweise Uebertragung dieser Gliederung auf andere Anlagen (Schlundbögen) das reichste Material für eine vergleichend-anatomische Analyse des Wirbelthierkopfes. Die Anpassung dieser Segmenttheile an die Lageverhältnisse, welche durch die Hirnröhre und den Kopfdarm bereits vorgezeichnet waren, ist der Schlüssel zum Verständniss des ganzen Aufbaues des Kopfes. Die Kenntniss der bezüglichen Thatsachen kann nach meinen Erfahrungen zunächst nur aus der Entwickelungsgeschichte der Batrachier in ausreichendem Masse geschöpft werden; diese gewährt uns aber ferner die Anhaltspunkte, um auch an den übrigen Wirbelthieren den wesentlich gleichen Entwickelungsgang zu verfolgen. Für die Entwickelung des Batrachierkopfes bestehen aber noch immer die alten Arbeiten Reichert's als die einzigen einigermassen umfassenden. Ich habe dieselben schon einmal kritisirt (vgl. S. 190—193. 234. 235), jedoch nur mit

Rücksicht auf die Gliederung des mittleren Keimblattes überhaupt, sodass die ganze Entwickelung des Kopfes hier besonders ausgeführt werden muss. Reichert betrachtet den Batrachierkopf als eine unmittelbare Fortsetzung des Rumpfes mit den durch die Chorda getrennten Röhren des Centralnerven- und Darmsystems und den sie auf- und abwärts umwachsenden Rücken- und Visceralplatten (Nr. 20 S. 2 u. flg. 152 u. flg.). Dass aber Reichert den Kopfdarm überhaupt nicht näher untersucht hat, geht sowohl aus seinen bereits citirten Angaben über die Bildung des Darmblattes als besonders aus der häufig wiederholten Behauptung hervor, dass die Batrachier ebenso wie alle niederen Wirbelthiere wegen der schwächeren Entwickelung des Geruchsorgans (!) niemals eine Gesichtskopfbeuge besässen, sodass die genannten röhrenförmigen Kopfanlagen mit ihren Rücken- und Visceralplatten in unveränderter Richtung vom Rumpfe bis an das vordere Kopfende verliefen (Nr. 20 S. 13. 156. 157. 206). Schon daraus lässt sich entnehmen, dass die senkrechten queren Abschnitte, welche Reichert am Kopfe als Fortsetzung der „Wirbelabtheilungen" des Rumpfes unterscheidet, unmöglich mit den von mir nachgewiesenen Kopfsegmenten des mittleren Keimblattes übereinstimmen können, von denen das erste von Anfang an eben in Folge der ursprünglichen Kopfbeuge rechtwinkelig nach unten umgelegt ist. Die ganz willkürliche Bestimmung der Reichert'schen Kopfwirbel wird vollends evident, wenn man erfährt, dass sie im Rückentheile zuerst in den drei Hirnblasen sich ausprägen, in den Rückenplatten oder dem „häutigen Schädel" dagegen erst durch die Ossifikation gleichfalls in der Dreizahl hervortreten (Nr. 20 S. 28. 44. 91. 208. 209). Denn jene Hirntheile haben mit der grundlegenden Segmentirung des mittleren Keimblattes nichts zu thun, da die beiden ersten Hirnblasen in den Bereich des ersten Segments fallen, während auf die letzte drei von jenen Segmenten kommen; und ferner ist diese Gliederung des mittleren Keimblattes von Reichert um so gewisser übersehen worden, als er die bezüglichen „Wirbelabtheilungen" erst nach der vollständigen Umbildung der Segmente erkennt. Nicht anders steht es mit den Wirbelabtheilungen in der Visceralplatte des Kopfes, den sogenannten Visceralfortsätzen und -bögen. Reichert nimmt für die Batrachier nur zwei solche Bögen an, welche durch die erste Visceralspalte von einander getrennt würden; die darauf folgenden Kiemenbögen seien keine Visceralbögen und daher der ganze Raum zur Seite des Kiemenapparats zwischen dem zweiten Visceralbogen (Zungenbeinbogen) und dem Rumpfe als zweite Visceralspalte, als eine wirkliche „Oeffnung in der Kopfvisceralröhre" zu betrachten (Nr. 20 S. 55. 56. 155. 207)

— eine Auffassung, die sich nicht weiter kritisiren lässt. Auch die beiden Visceralbögen Reichert's entsprechen meinem Unterkiefer- und Zungenbeinbogen nicht; denn der erste soll erst unter dem Auge und zwar mit breiter, bis zum Geruchsorgan reichender Basis entspringen und senkrecht hinunterziehen, bezeichnet also nur die untere Hälfte meines Unterkieferbogens nebst dem lateralen Gesichtsfortsatze, während die dorsale Hälfte jenes Bogens dem zweiten Visceralbogen zugerechnet wird (Nr. 20 S. 22). Diese Verwechselung wird aus der weiteren gleich zu erwähnenden Darstellung Reichert's ganz evident. Eine Neubildung, welche der Kopf vor dem Rumpfe voraushaben soll, sei das Gesicht; es entstehe dadurch, dass die Basis der Rückenplatten oder die „Schädelbasis" in der geraden Richtung der gesammten Wirbelreihe über den ersten Kopfwirbel hinauswachse und sich ihr dabei seitliche Fortsätze sowohl derselben Platten (Nasen-, Stirnfortsätze) als auch des ersten Visceralfortsatzes (Oberkiefer) anschliessen (Nr. 20 S. 6. 7. 14. 15. 155. 183). Aus der weiteren Angabe, dass der Oberkiefer die ganze Seitenwand der Nasenhöhle bilde, geht aber hervor, dass in dieser Anlage Theile der beiderlei Segmente und Gesichtsfortsätze unterschiedslos zusammengeworfen werden (vgl. S. 642. 643).

Indem Reichert auf diese Weise die ganze fundamentale Kopfbildung bloss nach dem äusseren Relief und ohne Rücksicht auf die ursprüngliche innere Zusammensetzung zu veranschaulichen und zu erklären suchte, musste ihm die Einsicht in den ursprünglichen Zusammenhang zwischen der morphologischen Entwickelung und dem anatomischen Verhalten der Einzeltheile entgehen und konnten sich selbst in die Darstellung des letzteren mannigfache Irrthümer einschleichen. Ist schon die Unterscheidung von Rücken- und Visceralplatten selbst für die erste Entwickelungsperiode unpassend, da sowohl in der dorsalen, wie in der ventralen Kopfhälfte verschiedene Theile des mittleren Keimblattes nebeneinander vorkommen, so ist die Annahme, dass die Rückenplatten, indem sie das Hirn umwüchsen, einen „häutigen Schädel" darstellten, geradezu falsch; denn dieser angebliche Schädel bildet die Anlagen für die Muskeln und Nerven dieses Kopftheils (Augen-, hintere Stammuskeln, alle Segmentnerven) früher als diejenigen des Skelets; ausserdem aber noch alle zu dem letzteren nicht gehörenden Bindesubstanzen (Hirnhäute, Gefässe u. s. w.), lauter Theile, welche über den „Schädelwirbeln" vergessen wurden, abgesehen davon, dass die vertebralen Skelettheile als sekundär-morphologische Bildungen eine ursprüngliche Anlage gar nicht besitzen. Hiernach bedarf es keiner näheren Erörterung, dass Reichert's Schädelwirbel mit den von mir beschriebenen vertebralen

Schädeltheilen nur den Namen gemein haben; und daraus folgt weiter, dass er die Knorpel der Stirnfortsätze als einfache Verlängerungen des ersten Wirbelbogenpaars nicht zu erkennen vermochte. Von der weiteren Entwickelung des ersten Visceralfortsatzes berichtet uns Reichert, dass in dessen oberstem Theile, und zwar als sehr späte Bildung, der Gaumenflügelbogen, gerade darunter der Quadratbeinknorpel entstehe, welcher letztere anfangs nur durch seinen Orbitalfortsatz (Jochfortsatz) an der Wurzel der Stirnfortsätze mit dem Schädel verbunden sei, und dem sich im ventralen Schlusse des ganzen Bogens der in Mittel- und Seitentheile gesonderte Unterkiefer anschliesse. Die breite ursprüngliche Fortsetzung des Quadratbeinknorpels in den Schläfenflügelknorpel, welche Reichert gegen Dugès ein „unscheinbares Knorpelstückchen" nennt, soll im oberen Theile des zweiten Visceral- oder des Zungenbeinbogens entstehen (Nr. 20 S. 30—37. 234). Die Unhaltbarkeit auch dieser Angaben ergibt sich ohne weiteres, sobald man die betreffenden Theile genauer untersucht (*vgl. Taf. XVI*). Wenn es ferner anzuerkennen ist, dass Reichert zuerst die Bedeutung der später sogenannten Urwirbel auf die Muskeln ausdehnte (vgl. S. 234), so muss es um so mehr auffallen, dass er es unterlassen hat, die von ihm beschriebene Muskulatur des Kiefer- und Zungenbeinapparats (Nr. 20 S. 38—40) auf seine Visceralbögen als ventrale Wirbelabschnitte zu vertheilen. Sollte übrigens die Eintheilung jener Muskeln in Beweger der Kiefer und des Zungenbeins und Kiemendeckels ihre verschiedene Zugehörigkeit zu den beiden Visceralbögen ausdrücken, so wäre dies fehlerhaft, indem der M. depressor mandibulae nicht aus dem Unterkiefer-, sondern aus dem Zungenbeinbogen hervorgeht. Von den Kiefermuskeln beschreibt Reichert einen grossen auf dem Quadratbeinknorpel liegenden Kaumuskel, welcher durch seinen Ansatz am Unterkiefer denselben vorziehe und durch ein abgezweigtes Bündel den knorpeligen Zwischenkiefer (Oberkieferknorpel) senke. Diese ganz unbegründete Vereinigung der drei sehr deutlich geschiedenen Kaumuskeln — was schon mit blossem Auge erkannt werden kann — und die schon gegen den äusseren Augenschein sprechende Angabe ihrer Wirkung hebe ich besonders hervor, weil Reichert seiner Beschreibung eine spöttische Bemängelung der durchaus zutreffenden bezüglichen Darstellung von Dugès (Nr. 13 S. 146) vorausschickt. Dagegen hat er die gleichzeitige Querstreckung des Unterkiefers und die damit zusammenhängende Abplattung der Unterlippe richtig beobachtet. Diese Wirkung soll ein zweiter Muskel unterstützen, von dem es heisst: „Er kommt von dem mittleren Theil des hinteren Randes vom Meckel'schen Knorpel und

setzt sich an den äusseren Rand des entsprechenden unteren Kieferstücks, gleichfalls ungefähr in der Mitte.“ Dieser von Reichert sogar abgebildete Muskel (Nr. 20 Taf. I Fig. 17) existirt aber bei den Froschlarven ebensowenig wie bei den Unkenlarven; und wenn er vorkäme, so würde er, wie namentlich aus der Abbildung klar genug hervorgeht, die Biegungen des Unterkiefers nicht abschwächen können, sondern sie gerade verstärken müssen. Die folgenden Muskeln sind von Reichert ebenfalls nicht benannt worden, aber aus der Beschreibung nicht zu verkennen. Die Mm. depressor mandibulae, submaxillaris und genio-hyoideus sollen durch ihre vereinigte Aktion das Mittelstück des Unterkiefers stärker knicken, was ich für richtig halte, dabei aber den Unterkiefer zurückziehen und die Mundspalte verengen, wogegen Dugès den ersten Muskel als Unterkiefersenker * richtig bezeichnet (Nr. 13 S. 147). Da nun mit Ausnahme der schwachen Lippenmuskeln und des M. submentalis ** andere Kiefermuskeln als die von Reichert beschriebenen nicht existiren, *** so muss die Vorstellung, welche er sich von der Kieferbewegung macht, namentlich im Hinblicke auf die ihm vorliegende, im allgemeinen richtige Beschreibung von Dugès, eine höchst unvollkommene genannt werden. Wenn die eigentlichen Kaumuskeln durch Vorziehen und Strecken des Unterkiefers und Senken des Oberkiefers „die Mundöffnung zuschliessen,“ die Antagonisten jener Muskeln oder die Zurückzieher des Unterkiefers „die Mundspalte verengen“ sollen, so vermag ich weder einen Gegensatz in der Wirkung beider Gruppen, noch die eigentlichen Oeffner des Mundes zu entdecken. Die zwei von Reichert bezeichneten Zungenbeinmuskeln (M. depressor ossis hyoidei, M. subhyoideus) bewegen angeblich den Kiemendeckel; bei den Unkenlarven sind aber während der kurzen

---

* Der Unterkiefer stellt für den M. depressor mandibulae einen zweiarmigen Hebel vor, indem die Last, die Unterlippe, medianwärts vom Unterstützungspunkte oder dem Gelenke, die Kraft auf der entgegengesetzten lateralen Seite angreift; die Richtung der Kraft — schräg auf- und rückwärts — muss also der Bewegungsrichtung der Last entgegengesetzt sein, folglich die Unterlippe sich schräg vor- und abwärts bewegen, wobei die Mitwirkung des einfach zurückziehenden M. genio-hyoideus das Vorziehen paralysirt. — Bei gleicher Beurtheilung ist der Unterkiefer hinsichtlich der Mm. temporalis und pterygoideus ein einarmiger Hebel, sodass diese dem M. depressor mandibulae parallel laufenden Muskeln doch seine Antagonisten werden.

** Dugès kennt die Lippenmuskeln, hält aber den M. submentalis, den er an der Larve vermisst, irrthümlicherweise für den metamorphosirten unteren Lippenmuskel (Nr. 13 S. 144. 145).

*** Der M. lavator ossis hyoidei könnte unter Umständen, bei einer Fixirung des Zungenbeins durch dessen Senker, auch den Unterkiefer bewegen, nämlich vorziehen; jedoch kommt diese Möglichkeit hier gar nicht in Betracht, da Reichert diesen Muskel nicht anführt.

Zeit seines fischähnlichen, deckelartigen Zustandes weder jene Muskeln noch das Zungenbein bis zur Bewegungsfähigkeit entwickelt (*Taf. XVII Fig. 308—311*), dagegen mögen solche Bewegungen bei den Fröschen stattfinden, deren Kiemendeckel länger frei bleibt und überdies einen eigenen Muskel entwickelt (vgl. Dugès Nr. 13 S. 148).

Die übrigen Kopftheile (Nerven, Augen-, Stamm-, Kiemenmuskeln u. s. w.) hat Reichert so vollständig ausser Acht gelassen, dass man sehr bald einsieht, dass er unter der Entwickelungsgeschichte des Kopfes eigentlich nur die Bildung des Kopfskelets verstanden habe. Aber auch dieses ist nur zum Theil eingehender untersucht worden; vom Kiemenapparate erfährt man nur, dass, obgleich die eigentlichen Bögen ausser allen Vergleich mit den Visceralbögen gestellt werden, ihr ventrales Verbindungsstück oder der spätere Zungenbeinkörper (Kiemenbogenträger) dennoch wieder der Visceralplatte angehöre, wozu dann noch das mit dem vierten Kiemenknorpel verwechselte hintere Zungenbeinhorn gerechnet wird (Nr. 20 S. 56—59). — Ueber die Veränderungen des Kopfskelets in der Larvenmetamorphose ist Reichert gleichfalls in mancher Beziehung weniger gut unterrichtet als Dugès. Allerdings hat auch dieser Beobachter, da er die Entwickelung bis zur zweiten Larvenperiode so gut wie gar nicht verfolgt hat, weder die Bedeutung des Schläfenflügelknorpels, noch den Zusammenhang der Skelettheile der Nasengegend erkannt. Aus Beschreibung und Abbildungen erhellt, dass sein Rostrale superius zugleich meinem Oberkieferknorpel und dem unteren Theile des Zwischenkieferknorpels, das Adrostrale der hinteren oberen Spitze des ersteren entspricht (Nr. 13 S. 84—86, Fig. 70—72). Die Kontinuität dieser beiden Knorpelstücke untereinander und mit dem oberen Theile meiner Zwischenkieferknorpel (Ethmoidale Dugès) ist aber Dugès entgangen, so wie ihr völliger Schwund während der Metamorphose und die vorausgehende Entwickelung der Zwischen- und Oberkieferknochen als Deckknochen auf denselben falsch angegeben ist (a. a. O. S. 90—92). Der Oberkieferknorpel löst sich vielmehr alsdann erst vom Zwischenkieferknorpel ab und atrophirt ganz unabhängig von der Faserknochenanlage des Maxillare, während der gesammte von der Stammplatte abgelöste Zwischenkieferknorpel in den aufsteigenden Ast des Intermaxillare übergeht. Die Ethmoidalia endlich scheinen nicht nur den oberen Theil meiner Zwischenkieferknorpel, sondern auch die Stammplatte und einen Theil der Nasenscheidewand und der Nasenhöhlendecke zu umfassen (a. a. O. und Taf. XVIII); es sind zwei nach einer sehr ungenauen Untersuchung willkürlich konstruirte und

daher ganz falsch wiedergegebene Skelettheile. Die Umbildung des übrigen Kopfskelets wird von Dugès richtig beschrieben (a. a. O. S. 88—102). Reichert hat nun die oben bezeichneten Irrthümer seines Vorgängers nicht verbessert, dagegen bezüglich der Metamorphose andere hinzugefügt. So sollen alle Zurückzieher des Unterkiefers vollständig und die zwei erwähnten Zungenbeinmuskeln „zum grössten Theile" atrophiren (Nr. 20 S. 42. 43); die Mm. submaxillaris, genio- und subhyoideus wachsen aber gerade während der Metamorphose ansehnlich, wie es schon Dugès bekannt war. Und da Reichert einmal den äusseren Kiemensack als zweite Visceralspalte aufgefasst hatte, hält er es konsequenterweise für wahrscheinlich, dass derselbe bei den mit einer Paukenhöhle versehenen Batrachiern sich in die letztere verwandele (a. a. O. S. 74).

Seit den Untersuchungen Reichert's sind manche Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Batrarchierkopfes geliefert, dieselbe aber nicht mehr umfassend, durch die Embryonal- und beide Larvenperioden hindurch, behandelt worden. Wo aber auch die Embryonalperiode scheinbar vollständig untersucht wurde, fehlte immer die Erkenntniss von dem Ineinandergreifen jener beiden wichtigsten Formverhältnisse, der Kopfbeuge und der Segmentirung (vgl. S. 229—239). Ferner ist seit Reichert's Arbeiten auf die von ihm behaupteten Unterschiede in der Entwickelung der Anuren und Tritonen nicht mehr die Rede gekommen, wahrscheinlich weil die angeblichen Folgen jener Unterschiede, namentlich der Mangel eines Flügelgaumenbogens bei den Tritonen, von der vergleichenden Anatomie mit Recht nicht anerkannt wurden. Immerhin verdienen die bezüglichen Bemerkungen Reichert's eine grössere Beachtung, als ihnen bisher geschenkt wurde, weil die individuelle Entwickelung jener beiden Batrachiergruppen, obgleich in den allgemeinen Anlagen übereinstimmend, in der gegenseitigen Anpassung derselben nur Unterschiede offenbart, deren Bedeutung für den Vergleich mit der Bildungsgeschichte anderer Wirbelthiere Reichert im allgemeinen richtig herausgefühlt hat, obschon ihm das klare Verständniss der einzelnen Vorgänge fehlte. Um nur an eines zu erinnern, so hat er die Beschränkung der Larvenmetamorphose bei den Urodelen als Folge jener ursprünglichen Verschiedenheit ganz zutreffend hervorgehoben (a. a. O. S. 75. 207), wobei freilich mehr der „Endzweck" als der natürliche Kausalzusammenhang zur Erklärung dienen muss. Doch kann ich hier auf diese Verhältnisse nicht in ihrer Allgemeinheit, sondern nur in der besonderen Beziehung auf die Entwickelungsgeschichte des Kopfes eingehen. Ich habe dieselbe bei den Tritonen nicht fortlaufend verfolgt, aber durch die Unter-

suchung einzelner Entwickelungsstufen aus der Embryonal- wie aus den Larvenperioden die wesentlichen Abweichungen von der Bildung der Anurenembryonen und -larven wie ich glaube genügend erkennen können. REICHERT sieht diese Abweichungen namentlich darin, dass der erste Visceralfortsatz bei den Anuren einen breiten Ursprung an der Schädelbasis bis vor das Auge besitze, bei den Tritonen dagegen hinter dem Auge hervorwachse. Die Folge davon sei, dass die Tritonen mit jenem suborbitalen Theile des Visceralfortsatzes auch seine Erzeugnisse, den Flügelgaumenbogen, entbehrten, während er bei den Anuren durch das Zurückweichen des Quadratbeinknorpels während der Metamorphose vor demselben freigelegt, ebenso wie bei den Amnioten jenen Skeletbogen ausbilden könne (a. a. O. S. 82—102. 123). Wenn nun schon der knorpelige Flügelgaumenbogen der Urodelen ganz evident ist (vgl. RUSCONI Nr. 39 S. 69. 73, GEGENBAUR Nr. 133), so sind auch die angeblichen Ursachen seines Mangels nur aus der schon erwähnten missverständlichen Bestimmung der Visceralfortsätze entnommen. Allerdings reicht der ursprüngliche Kiefertheil der Urodelen mit seiner ganzen Masse nicht so weit unter das Auge wie bei den Anuren; dies hat aber seinen Grund nicht in einem anderen Ursprunge desselben, welcher bei allen von mir untersuchten Wirbelthierembryonen hinter dem Auge zu suchen ist, sondern in den besonderen Formbedingungen, welche sein Hinabwachsen und daher seine spätere Lage bestimmen. Wir sehen den Kopf der jüngsten Anurenembryonen so allmählich aus der Form einer sphärischen Scheibe zu derjenigen eines Cylinders hervorwachsen, dass der Vorderkopf anfangs, statt einen ersten Cylinderabschnitt zu bilden, eine quere und fast senkrechte Platte darstellt, in deren oberer Hälfte (Hirntheil) die künftige Decke, darunter im Kiefertheile die ungesonderten Seiten- und Bauchtheile des noch gar nicht existirenden vordersten Kopfdarmabschnittes oder der inneren Mundhöhle enthalten sind. Die neben und hinter dem platten Vorderhirne und seiner Augenanlage hervorkommenden Aussensegmente werden daher nicht gerade abwärts, sondern etwas schräg vorwärts unter jene Theile geleitet, sodass der dadurch gebildete quere und breite Kieferwulst eigentlich ganz vor dem Kopfdarme und unter dem Hirne liegt und durch seine mediane Scheidewand einen ebensolchen Durchbruch des Kopfdarms nach aussen, d. h. eine senkrechte Mundspalte vorzubereiten scheint. Dieses Lageverhältniss wird durch die folgende seitliche Abplattung der Anurenembryonen noch stärker hervorgehoben, indem die beiden Hälften des Kieferwulstes sich in zwei absteigende Kieferschenkel verwandeln, denen sich vorn und oben von der

Hirnbasis her die medialen Gesichtsfortsätze auflagern (Oberkieferwulst), sodass zwischen den beiderseitigen Kieferbildungen auch thatsächlich eine äussere Mundbucht von der Form einer medianen Furche entsteht, welche an das geschlossene Cyklostomenmaul erinnert. Durch die früher erörterte Drehung beider Kieferschenkel und die damit verbundene dachförmige Ausbreitung der medialen Gesichtsfortsätze, was natürlich mit dem Auswachsen des Hirntheils zusammenhängt, werden allerdings die Mundbucht wie die durch die quergezogene Scheidewand noch abgeschlossene innere Mundhöhle verbreitert; da aber der Kiefertheil von Anfang an soweit vorgeschoben war, dass sein ventrales Schlussstück auch beim Hervorwachsen der medialen Gesichtsfortsätze sich unmittelbar unter denselben befindet und mit ihnen in Verbindung bleibt, so wird dadurch einmal die seitliche Beschränkung der Mundbucht und später der Mundöffnung durch die ineinander übergehenden Lippen und ferner die Anpassung der Skelettheile des Ober- und Unterkiefers zu queren, annähernd ringförmig zusammengefügten Trägern bloss jener Lippen erzielt. In Folge dessen wird der grössere Theil der Masse des Kiefertheils zum schräg vorgeschobenen Suspensorium des schwach entwickelten Unterkiefers verbraucht, der laterale Gesichtsfortsatz zunächst nach aussen und hinten verdrängt und von der Begrenzung der Mundöffnung ausgeschlossen. Auf diese Weise wird also der für die unmittelbare Nahrungsaufnahme bestimmte Abschnitt des Kieferapparats auf das von den Lippen gebildete weit vorgeschobene Rundmaul beschränkt, welches sich vom Cyklostomenmaul im allgemeinen nur dadurch unterscheidet, dass es sich von der ersten, zur aufrechten Mundöffnung neigenden Anlage, welche bei den Cyklostomen noch im geschlossenen Maule zum Ausdrucke kommt, weiter entfernt hat, indem seine Schliessung in einer queren Spalte erfolgt. Dieses Verhalten bahnt aber auch schon die Metamorphose des Kieferapparats der Anuren an, deren allgemeine Bedeutung darin beruht, dass das vorgeschobene runde Saugmaul in ein weit zurückweichendes, breitgespaltenes Greifmaul umgebildet wird. Mit den ineinander übergehenden Lippen schwindet auch das dadurch bedingte ringförmige Gefüge ihrer Skelettheile; das Unterkiefersuspensorium zieht sich aus der schrägen Lage in eine immer steilere zurück, wobei der Unterkiefer zum horizontalen Bogen auswächst und die Mundöffnung immer weiter rückwärts sich ausdehnt; der laterale Gesichtsfortsatz (Oberkieferfortsatz) endlich tritt an die Stelle der verkümmernden Seitentheile des Oberkiefers der Larve und damit in die unmittelbare obere Begrenzung der Mundöffnung. — Aus diesem Bildungsgange des Kiefer-

apparats der Anuren lässt sich entnehmen, dass das langsame Hervorwachsen des embryonalen Vorderkopfes die Ursache der vorgeschobenen Lage des Kiefertheils und folglich der Ausbildung des Rundmauls ist, und dass die entgegengesetzt wirkende, durch die Hirnentwickelung bedingte Verbreiterung der Mundhöhle und Mundöffnung zu spät eintritt, um die zeitweilige Larvenbildung zu verhindern. Die Urodelen zeigen dagegen von Anfang an günstigere Bedingungen für die Herstellung des definitiven Kieferapparats. Die Abschnürung des Vorderkopfes erfolgt sehr bald, indem der Hirntheil sich frühzeitig vorwölbt, und der ihn umkreisende Keimtheil sich rückwärts umlegend zum Boden des breiten und flachen vorderen Kopfdarmabschnittes wird. Begreiflicherweise wächst dann das äussere Segmentpaar in diesen hinter dem Vorderhirne den Kopfdarm umschliessenden Kieferbogen ziemlich steil hinab und füllt dessen flachgebogenen ventralen Abschnitt oder den Unterkiefer gleich mit grösserer Masse aus. Und da der vordere Faltenrand des platten Darmblattsackes der Mundhöhle zwischen dem vorgewölbten Hirntheile und dem noch zurücktretenden Unterkieferbogen mit der Oberhaut verwächst, so stellt sich die Mundbucht umgekehrt wie bei den Anurenlarven als eine quere, übrigens wenig vertiefte Furche dar, welche den lateralen Gesichtsfortsatz (Oberkiefer Reichert) gleich bei seiner Entstehung vom zurückgedrängten Unterkieferbogen trennt. Diese Mundbucht öffnet sich alsdann nach innen ganz nach dem Vorbilde der Kiemenspalten, sodass der Mundraum der jungen Urodelenlarven nicht aus zwei durch eine Scheidewand getrennten Höhlen besteht, sondern einem vollständigen Munde bei geschlossenen Kiefern und Lippen gleicht (vgl. meinen Aufsatz Nr. 64 Fig. 29). — Also nur eine wesentlich durch die Hirnentwickelung herbeigeführte Verschiedenheit in den Formbedingungen der topographischen Anordnung der gleichen Kopfanlagen ruft jenen Unterschied in der Entwickelung der Anuren und Urodelen hervor, wodurch die ersteren während ihrer Larvenzeit sich hinsichtlich des Kieferapparats den niedersten Wirbelthieren nähern, die Urodelen ähnlich den Teleostiern und Amnioten sich von Anfang an dem bleibenden Zustande anpassen. Leider lässt sich aber die Entwickelungsgeschichte des Cyklostomenkopfes auch aus den Untersuchungen M. Schultze's nicht einmal annähernd erkennen; denn die äussere Erscheinung, namentlich die Abschnürung des Kopfendes (vgl. Nr. 92 Taf. III. IV), erinnert weit mehr an die Embryonen der Urodelen, während der vollendete Zustand des Kopfes wenigstens der Neunaugen ganz entschieden auf die Anurenlarven hinweist. Doch habe ich schon häufig auf die Unsicherheit der Schlüsse aus der äusseren

Erscheinung aufmerksam gemacht, und es bietet sich, indem wir auf die Knochenfische übergehen, hier gleich die Gelegenheit, jene Erfahrung von neuem zu bestätigen.

Ueber die Entwickelung des Teleostierkopfes, soweit sie sich auf die Theile des mittleren Keimblattes und des Darmblattes bezieht, liegen bisher nur die spärlichen Beobachtungen Oellacher's vor. Er erwähnt eine mediane Lücke des mittleren Keimblattes in der Kopfregion, welche die Hirnanlage mit dem Darmblatte in der ganzen Kiemengegend oder dem Hinterkopfe bis vor die Augenanlagen in Berührung bringe (Nr. 107 S. 44. 45. 56. 57); die Wirbelsaite schiebe sich erst nachträglich in den Hinterkopf vor. Bei dieser irrigen Darstellung ist aber eine Vergleichung jener Lücke des mittleren Keimblattes mit derjenigen der Batrachier nicht möglich; vielmehr besteht die Chordaanlage der Forellenembryonen gleich ursprünglich bis gegen die Mitte zwischen Augen- und Ohranlage, und jene Lücke entsteht ebenso wie bei den Batrachiern vor der Chordaspitze, um den vordersten Theil des mittleren Keimblattes durchweg in zwei Seitenhälften zu theilen, in welchen die Seitenplatten gleichfalls zur Herstellung der Segmentplatten (1. Segmentpaar) aufgebraucht werden. Im übrigen Kopfe unterscheidet Oellacher nur die das Hirn umfassenden Kopfplatten und die lateralwärts gelegenen Perikardialplatten, welche beiderlei Gebilde jederseits durch einen soliden, bis zu den Augenanlagen reichenden seitlichen Auswuchs des Darmblattes geschieden würden; dieser Wulst sei die Anlage der Kiemenhöhle, welche erst hohl werde, nachdem sich an den Verbindungsstellen mit der Oberhaut die Kiemenspalten gebildet und Fortsetzungen der Kopfplatten zwischen jene Kiemenhöhlenanlage und die Perikardialplatten die Kiemenbögen angelegt hätten (a. a. O. S. 70. 73. 74. 78—82). Auch diese durchaus irrigen Angaben erklären sich theils aus einer mangelhaften Untersuchung der Querdurchschnitte, theils daraus, dass die letzteren allein über die Form- und Lagebeziehungen des Kopfes nur sehr ungenügend orientiren können. Eine gleichzeitige Prüfung von Frontal- und Sagittaldurchschnitten hat mich belehrt, dass die Knochenfische auch hinsichtlich der Kopfentwickelung im wesentlichen den Batrachiern, insbesondere den Urodelen sich anschliessen. Schon von Anfang an gehen die zweischichtigen Seitenplatten ganz unmerklich in die Segmentplatten über; darauf schlägt das Darmblatt, während der ganze Kopftheil sich höher hebt, eine nach aussen und oben gerichtete Falte, und indem der untere Faltenumschlag nach innen vorrückt und sich mit dem anderseitigen vereinigt, wird der breite aber spaltförmig enge und vom Hirn konkav

eingedrückte Kopfdarm gebildet, welchen OELLACHER für eine solide Verdickung des Darmblattes und die Anlage der Kiemenhöhle erklärt (vgl. S. 263). An dieser Herstellung des Kopfdarmes durch das Darmblatt nimmt auch das mittlere Keimblatt Theil, indem die Seitenplatten sich unter die Darmblattfalte einschlagen; doch erscheint der ihr unmittelbar anliegende und rückwärts den Segmentplatten angeschlossene Theil ungespalten und geht erst im Grunde der Tasche in den gespaltenen Theil, OELLACHER's Perikardialplatten, über. Wir haben daher in jenem ersteren Theile die rückgebildete Seitenplatte der Schlundwand der Batrachier vor uns, nicht nachträgliche Auswüchse der oberen Segmentplatten. Da nun, wie erwähnt, im Vorderkopfe die gesammte Seitenplatte in die Segmentplatte aufgeht, kann der Faltenrand des abgeplatteten Kopfdarms unter der letzteren im ganzen vorderen und seitlichen Umfange des Vorderkopfes mit der Oberhaut verwachsen und dadurch eine ausgedehnte aber noch geschlossene horizontale Mundspalte anlegen. Eine Strecke weit hinter dem Mundwinkel erreicht jener Faltenrand mit einer nach hinten stark geneigten und zu einer gewissen Höhe auswachsenden Fortsetzung die Oberhaut abermals, um die erste Schlundfalte zu bilden; die zweite entsteht unter dem Ohrbläschen, dahinter noch vier weitere. Bei ihrer schrägen Stellung kann man ihre Grenzen, Zwischenwände u. s. w. an Querdurchschnitten natürlich nicht erkennen, welche vielmehr eine fortschreitende Annäherung des ganzen Seitenrandes vom Kopfdarme an die Oberhaut vortäuschen. Was endlich die Kopfsegmente des Forellenembryo betrifft, so sind sie allerdings nicht so klar zur Anschauung zu bringen wie bei den Batrachiern. Immerhin habe ich an einigen glücklichen Frontaldurchschnitten zwei sehr grosse zwischen Ohr und Auge gelegene und zwei kleinere hinter dem Ohr nachweisen können; die ersteren werden abwärts durch die erste und zweite Schlundfalte begrenzt, sodass ihre ventralen Fortsetzungen gleichfalls schräg nach vorn und unten auswachsen. Das erste laterale Kopfsegment wird dabei durch den Mundwinkel gleichsam gespalten, sodass der obere Schenkel oder der laterale Gesichtsfortsatz und der Unterkieferbogen in einer weiten Strecke von einander geschieden werden, wodurch die Uebereinstimmung mit der embryonalen Anlage des Kieferapparates der Urodelen deutlich hervortritt. Aeusserlich gibt sich dies alles nicht zu erkennen, weil die Oberhaut an der beschriebenen Abschnürung des Kopfes zunächst gar keinen Antheil nimmt, vielmehr von der Unterlippe und den oberen Theilen aller seiner Bögen sich unmittelbar auf den Dottersack umschlägt, unter dessen Oberfläche daher der Kopfdarm mit den längeren ventralen Abschnitten jener

Bögen verborgen bleibt. Erst um die Zeit des Ausschlüpfens der jungen Fischchen beginnt die Oberhaut von den eben bezeichneten Grenzen an sich um die fertige Bauchwand des Kopfdarms und des Perikardialsackes zusammenzuziehen und sie vom Dottersacke vollends abzuschnüren. — Von weiteren Einzelheiten der Kopfbildung sei hier noch hervorgehoben, dass die segmentalen Nervenanlagen sich gerade so verhalten wie bei den Batrachiern, dass folglich die Nervengruppe des Vorderkopfes auf zwei Hauptanlagen zu vertheilen ist und der N. vagus mit Ausnahme des R. lateralis und R. intestinalis einheitlich entsteht. — Von der morphologischen Entwickelung des Teleostierkopfes wäre also besonders hervorzuheben, dass er durch die frühzeitige Abschnürung eines flachen Kopfdarms und die Anlage einer ausgedehnten queren Mundspalte sich nicht weniger als bei den Urodelen von einer Neigung zur Bildung eines runden Saugmauls entfernt, obgleich äusserlich weder von jener Abschnürung noch von der bereits angelegten queren Mundspalte etwas zu erkennen ist. Und ebenso wie die gemeinsamen Bildungsursachen bei der Entwickelung des Centralnervensystems der Teleostier und der übrigen Wirbelthiere auch bei der inneren Untersuchung nicht sofort in der äusseren Erscheinung sich offenbaren, ergeben sie sich hinsichtlich der allgemeinen Kopfbildung ebenfalls nicht ohne weiteres aus den uns vorliegenden Bildern. Bei den Urodelen und, wie ich weiter unten zeigen werde, auch bei den Amnioten erscheint die Vorlagerung des Vorderhirns vor den Kopfdarm als das wesentlichste ursächliche Moment für die Zurückdrängung des Kiefertheils; und dieses fehlt den Teleostiern anfangs vollständig. Aber sowie es in Verbindung mit der Kopfbeuge auch den rundmäuligen Anurenlarven nicht völlig mangelt, spricht sich darin der Einfluss des Hirns auf die übrige Kopfbildung nur ganz einseitig aus; von nicht geringerer Bedeutung ist die Verbreiterung und Abplattung des vordersten Kopfdarmabschnittes mit der daraus folgenden Anlage einer queren Mundspalte, welche den Unterkieferbogen von dem vorderen Hirntheile trennt und dadurch die Bildung des vorgeschobenen Rundmauls hindert. Und dieser Umstand ist gerade bei den Teleostiern entscheidend, und muss trotz der späten Abbiegung und Vorlagerung des Vorderhirns dennoch auf eine Wirkung der tief eingesenkten und anfangs so massigen Hirnanlage zurückgeführt werden. Also nicht ein bestimmtes Formverhältniss des Hirns, sondern seine stärkere oder schwächere anfängliche Entwickelung nach der einen oder andern Seite bleibt überall das Hauptmoment in der typischen Kopfbildung.

Ueber die embryonale Kopfbildung bei den Vögeln und Säugethieren

hat Dursy die letzten umfassenden Untersuchungen veröffentlicht. Er unterscheidet in seiner Beschreibung einen dorsalen Kopftheil von einem ventralen. Jener bestehe aus der Hirnröhre und der sie allseitig umschliessenden Schädelröhre, welche beide sich gleichzeitig durch die seitliche Aufkrümmung des Keimes (Medullarwülste) von einer ebenen Grundfläche aus bilden und daher bis zum ursprünglichen Vorderende des Kopfes oder dem Chordaknopfe (Hypophysisgegend) ganz gerade ohne jede Biegung verlaufen (Nr. 136 S. 45—48. 53). Die Schädelröhre bestehe aus den Wirbelplatten, welche sich nicht in Urwirbel gliedern, aber bis zu seinem Vorderende von den Seitenplatten gesondert blieben; an der Vorderseite der geraden Hirnröhre fliessen sie im Schlussbogen oder der primitiven Stirnwand zusammen, welche abwärts mit dem Chordaknopfe oder dem Ende der primitiven Schädelbasis (Spheno-Occipitaltheil) zusammenhänge (a. a. O. S. 8. 9). Um eine dieses Ende durchsetzende quere Axe drehe sich darauf das Vorderende des dorsalen Kopftheils nach vorn und unten, sodass die primitive Stirnwand vom Chordaknopfe nicht mehr steil aufsondern absteige und dadurch zu einer stark umgebogenen Fortsetzung der ursprünglichen Schädelbasis, d. h. zum Spheno-Ethmoidaltheile derselben werde (a. a. O. S. 54). Diese ganze Darstellung soll sich auf alle Wirbelthierembryonen gleicherweise beziehen (S. 57. 59). Der ventrale Kopftheil oder der Kopfdarm bilde sich durch Umschlag und Abschnürung der Keimhaut vom Chordaknopfe aus nach unten und rückwärts, sodass das spitze Ende der Kopfdarmhöhle im Grunde der Kopfbeuge eingeklemmt zur Rathke'schen Tasche oder der Anlage des Hirnanhangs werde (S. 90—93). Nach den beigefügten schematischen Zeichnungen berührt aber die vordere Schlussseite des Kopfdarms oder die quere, angeblich aus allen drei Keimblättern bestehende Scheidewand der Mundhöhle den vor ihr liegenden umgebogenen Hirn-Schädeltheil nicht, sondern ist von dessen Basalfläche durch eine enge Bucht getrennt. Seitlich umwüchsen den Kopfdarm die Schlundbögen, die unteren durch die Schlundspalten geschiedenen Fortsetzungen der Bauchplatte, von denen der erste Unterkiefer und Zungenbein gemeinsam erzeuge, der zweite den Kiemendeckel hervortreibe, welcher alle folgenden Spalten verdecke und mit den Bögen verwachse (a. a. O. S. 112. 113. 115). Während die vordere Schädelbasis in ihrer ganzen Breite zwischen den beiden Nasengruben als deren Scheidewand hervorwächst, schliessen sich ihr zur Bildung des Gesichts die seitlichen Stirn- und die Oberkieferfortsätze an, welche aus dem ursprünglichen Kopfende der Bauchplatte entspringen sollen (a. a. O. S. 92. 107. 143. 145). Der Oberkieferfort-

satz soll hinter dem Auge mit der Schädelbasis verbunden sein, und unter demselben hervorkommend von dem seitlichen Stirnfortsatze oder der seitlichen Nasenhöhlenwand durch eine Spalte vollkommen getrennt bleiben; hinter dem Auge umkreist er es mit einer Fortsetzung, welche die Grundlage für das Jochbein und die Weichtheile der Schläfengrube enthalte, abwärts bilde eine zum Unterkiefer hinüberziehende Falte die Backe (a. a. O. S. 131. 162—165). Der Gaumen endlich entstehe aus einem medialen Längswulste des Oberkieferfortsatzes (S. 171). Nach ihrer Entwickelung hätten die seitlichen Stirn- und die Oberkieferfortsätze die Bedeutung von Visceral- oder Schlundbögen, welche nur nicht zur medianen Vereinigung gelangen, und die sie trennende Spalte sei daher einer Visceralspalte homolog (S. 3. 164. 165).

Auch wenn es Dursy nicht selbst im Vorworte ausspräche, so müsste man es bei der Durchsicht seiner Arbeit erkennen, dass gewisse Einzelheiten der späteren Kopfbildung (Entwickelung des Gaumens, der Nasenhöhlen u. s. w.) das eigentliche Thema seiner Untersuchung bildeten, dass hingegen erst nachträglich versucht wurde, jene einzelnen Vorgänge auf frühere Entwickelungsstufen des ganzen Kopfes zurückzuführen, welche theils nur nach dem äusseren Relief beurtheilt, theils nur schematisch konstruirt wurden. Je schwieriger aber die Aufgabe ist, eine den gegenwärtigen Anforderungen entsprechende Entwickelungsgeschichte des Kopfes gerade der Amnioten zu liefern, desto weniger konnte die angedeutete Untersuchungsmethode Dursy's zum Ziele führen. Gleich der wichtigste morphologische Bildungsvorgang des Kopfes, die embryonale Kopfbeuge, ist durchaus falsch und zwar so dargestellt, dass man leicht erkennt, wie der Verfasser sich denselben lediglich auf Grund der späteren Zustände zurechtlegte. Der vordere Hirntheil des Kopfes mag später allerdings unabhängig vom Kopfdarm und bei der Ansicht ganzer Hühnerkeime, welche Dursy allein zu Rathe zog, wohl auch erst nach der Schliessung der Hirnröhre abwärts umgebogen zu sein scheinen. Thatsächlich verhält es sich aber ganz anders. Mediane Durchschnitte solcher Keime, an denen der Umschlag am Kopfende beginnt, lehren, dass dort das mittlere Keimblatt allenfalls noch in geringen Spuren (vgl. Nr. 121 Fig. 8), meist aber gar nicht mehr vorhanden ist, sodass das obere Keimblatt und das Darmblatt im Bereiche der ganzen S-förmigen Biegung sich unmittelbar und zwar in fester Verbindung berühren. Ob diese Verbindung bei der Betrachtung des ganzen Keims von oben und im durchfallenden Lichte den rundlichen Flecken verursacht, welchen Dursy auf einen Chordaknopf bezieht (vgl. Nr. 136 Taf. II Fig. 10), weiss ich

nicht; jedenfalls existirt in jener Zeit an der Umbiegungsstelle des Keims weder ein Chordaknopf noch überhaupt ein mittleres Keimblatt, welches aus dem ganzen vorderen Theile des Keims sich zurückzieht und somit die Erscheinung wiederholt, welche ich bei Batrachiern und Knochenfischen als Lücke des mittleren Keimblattes im Kopfe beschrieb. Jene erste Faltung des noch wenig veränderten Keims betrifft an den Seiten des Kopftheils allerdings nur die Bildung des Kopfdarms, indem die Axenplatte in den Umschlag nicht hineingezogen wird, sondern zwischen den beiden seitlichen Umschlagsrändern noch flach ausgebreitet zurückbleibt. Es entbehrt auch der epitheliale Kopfdarmsack ebenso wie bei den Knochenfischen eine eigentliche Seitenwand, da seine konkave Oberseite mit einem einfachen Faltenumschlage in die konvexe Bauchseite übergeht. Vorn bildet aber das absteigende Darmblatt eine wirkliche Vorderwand des Kopfdarms, welche mit winkeliger Biegung nicht nur in dessen Decke, sondern auch in den Boden seines abwärts erweiterten vorderen Endes übergeht. Das mit dieser Vorderwand des epithelialen Kopfdarmsackes innig verbundene und mit ihr zugleich aus der ebenen Keimfläche abwärts gebogene Stück des oberen Keimblattes ist nun, wie Untersuchungen an Hühner- und Kaninchenembryonen mich gelehrt haben, die ursprüngliche Vorderhirnbasis, von welcher aus das Vorderhirn nicht im gleichen Plan wie das Hinterhirn, sondern von dessen Anlage bereits rechtwinkelig abgebogen sich röhrig entwickelt. Wenn man an dem in Fig. 36 oder 37 dieser Arbeit abgebildeten Mediandurchschnitte eines Unkenembryo die unter dem Hirne absteigende Kopfdarmwand (Kiefertheil) sich horizontal nach hinten umgelegt, das Darmblatt bis zu seiner obersten Biegung mit der Vorderhirnbasis in Berührung und endlich den Rathke'schen mittleren Schädelbalken bereits entwickelt denkt — also lauter Umbildungen, welche den Batrachiern nicht ganz fehlen, sondern lediglich erst später eintreten —, so hat man das Bild eines Kaninchenembryo, welches selbst die vordere Abplattung der abgebogenen Hirnhälfte sehr deutlich zeigt. Solchen Befunden gegenüber lässt sich die Dursy'sche Darstellung um so weniger bloss auf unvollkommene Beobachtung zurückführen, als sie den Anspruch erhebt, die allen Wirbelthieren gemeinsamen Normen der embryonalen Kopfbildung thatsächlich wiederzugeben; sie entsprang vielmehr dem noch immer üblichen wenig empirischen Verfahren, aus den späteren Entwickelungszuständen die früheren mit mehr oder weniger Scharfsinn zu konstruiren. Dies trifft aber nicht nur zu für die eben besprochene embryonale Kopfbeuge nebst der Bildung des Vorderhirns und des Kopfdarms, sondern

auch für das ganze übrige Verhalten des mittleren Keimblattes im Kopfe. Wenn wir auch bei Dursy als Erbtheil von den ältesten embryologischen Untersuchungen des Kopfes die Bezeichnung der das Hirn umgebenden noch indifferenten Theile des mittleren Keimblattes oder der dorsalen Segmenttheile als primitive häutige Schädelröhre wiederfinden, so verweise ich hinsichtlich der in die Augen springenden Unrichtigkeit solcher Deutung auf das, was ich darüber bei der Besprechung der Reichert'schen Untersuchungen sagte, und will hier nur bei der Behauptung verweilen, dass jene angebliche Schädelröhre zugleich mit der Hirnröhre entstehe. Diese Angabe kann sich wie bemerkt auf thatsächliche Beobachtung gar nicht stützen, weil einige wenige sagittale und mediane Durchschnitte aus der Zeit bis nach dem Schlusse der Hirnröhre vollkommen genügen, um von der medianen Lücke des mittleren Keimblattes und überhaupt von dessen Fehlen an der ganzen von der Oberhaut überdeckten Oberfläche des Vorderhirns zu überzeugen. Der „Schlussbogen der Urwirbelplatten" des Kopfes existirt ebenso wenig wie die „primitive Stirnwand", welche durch die nachträgliche Kopfbeuge in die vordere Schädelbasis verwandelt werden soll. Vielmehr finde ich die ursprünglichen Segmenttheile des Amniotenkopfes in denselben Lagebeziehungen zu dessen übrigen Embryonalanlagen wie bei den schon behandelten niederen Wirbelthieren, sodass sich hier sofort die Frage erhebt, ob nicht auch in der segmentalen Gliederung des Kopfes eine Uebereinstimmung beider Gruppen nachweisbar sei. Wenn es nun auch wegen der eigenthümlichen formalen und histiologischen Beschaffenheit des embryonalen Amniotenkopfes vielleicht unmöglich bleiben sollte, eine ursprüngliche segmentale Eintheilung an demselben unmittelbar nachzuweisen, so darf doch der diesbezügliche Befund an Batrachiern und Teleostiern, denen jene Eintheilung bisher irrthümlicherweise ebenfalls abgesprochen wurde (vgl. S. 236) den Schluss rechtfertigen, dass, da die übereinstimmende Anordnung der morphologisch bereits gesonderten Anlagen des Kopfes, namentlich der Nerven, bei allen Wirbelthieren gewiss aus gleichen Ursachen erfolgt, dieselben auch bei den Amnioten in einer ursprünglich angelegten und nur äusserlich verdeckten segmentalen Gliederung der dorsalen Theile des mittleren Keimblattes beruhen. Auch glaube ich beim Hühnerembryo wenigstens ganz im allgemeinen äussere und innere Segmenttheile in indifferentem Zustande unterscheiden zu können, von denen die ersteren über den Stammsegmenten liegend den His'schen, angeblich aus dem „Zwischenstrange" abstammenden Nervenanlagen entsprechen würden. Daraufhin muss ich aber auch den Amnioten vier Stammsegment-

paare und ebenso viele laterale Segmente des Kopfes mit derselben Bedeutung wie bei den niederen Wirbelthieren zuschreiben. Das Homologon des 1. Stammsegmentpaares finde ich namentlich an Kaninchenembryonen in dem sogenannten mittleren Schädelbalken RATHKE's, welcher bei den Amnioten sehr frühzeitig und stark entwickelt ist, und in seinen seitlichen bis hinter das Auge reichenden Fortsetzungen. Von dort wächst es in der Folge zu beiden Seiten der medianen Verbindung zwischen der vorderen aufrechten Darmblattwand und der Vorderhirnbasis abwärts und rund um das Auge vorwärts, gerade so wie ich es von den Batrachiern schilderte. Nach aussen von diesem Stammsegmente erstreckt sich eine dichtere Zellenmasse des mittleren Keimblattes hinter den Seitentheilen der Vorderhirnbasis und den daran stossenden Kopfdarm umgreifend abwärts; und da das Darmblatt in der Medianebene nicht nur mit der davor liegenden Hirnbasis, sondern auch mit der ventralwärts es überziehenden Oberhaut innig verbunden ist, so bilden jene beiderseitigen Zellenmassen einen den vordersten Kopfdarmabschnitt umgürtenden, an seiner Bauchseite aber durch einen medianen Einschnitt getheilten Wulst oder den Kieferwulst, woraus die Bedeutung der Zellenmassen als des ersten lateralen Kopfsegmentpaars erhellt. Da nun das Vorderhirn anfangs sich nicht weiter hinab erstreckt als seine ursprüngliche mit der Vorderwand des Kopfdarms verbundene Basis, so erreicht der Kieferwulst bereits zu jener Zeit jederseits von der medianen Einsenkung das Niveau der Schlussseite des Vorderhirns oder dessen späterer anatomischer Grundfläche, an welcher das Stammsegment (DURSY's vordere Schädelbasis) sich auszubilden anfängt. Indem darauf gerade jene anatomische Hirnbasis mit dem ganzen Vorderhirngewölbe mächtig auswächst, zeichnet sie nicht nur dem Stammsegment die Bahnen seines Wachsthums vor (medialer Gesichtsfortsatz), sondern zieht auch jenen vordersten untersten Zipfel des lateralen Segments nach vorn aus (lateraler Gesichtsfortsatz). Ich habe oben gezeigt, dass wenn bei träge entwickeltem Vorderhirn der Kiefertheil weit unter dasselbe vorrücken konnte, ehe eine quere Mundbucht angelegt war, mit der Anlage eines Rundmauls auch die schwache äussere Absonderung des lateralen Gesichtsfortsatzes von dem schräg vorgeschobenen Unterkieferbogen verbunden ist (Anuren), während eine stärkere Hirnentwickelung auch eine Verbreiterung des Kopfdarms und darauf die Anlage einer queren Mundspalte zur Folge hat, welche den Unterkieferbogen frühzeitig vom lateralen Gesichtsfortsatze trennt (Urodelen, Teleostier). Die Säuger, welche schon durch die Lage ihres Kiefertheils diese letztere Bildungsweise erkennen

lassen, erhalten denn auch frühzeitig im seitlichen Anschlusse an die trichterförmige Anlage des Hirnanhangs eine quere Mundbucht unter dem vordersten Ende des Kopfdarms, welche den auswachsenden Kiefertheil in die eben bezeichneten Schenkel spaltet. Da aber, wie ich es bereits bei den Batrachiern ausführte, die meisten Einzeltheile aus der Wurzel des Kiefertheils kontinuirlich und gerade zum Unterkieferbogen hinabziehen, so fasse ich die Gesammtheit dieser Erzeugnisse des ersten lateralen Kopfsegments (Kaumuskeln, unterer Kiefernerv, Anlagen des Unterkiefers und seines Suspensoriums) als Unterkieferbogen zusammen, und betrachte den lateralen Gesichts- oder Oberkieferfortsatz als Abspaltung von demselben. Da dieser Fortsatz bei den Amnioten nicht nur äusserlich sich von der Umgebung deutlich absetzt, sondern auch in den Durchschnittsbildern durch ähnliche Gewebslücken wie bei den Anurenlarven von den anstossenden Gewebsmassen abgesondert erscheint, so ist seine ganze Entwickelung leicht zu verfolgen. Hinter dem Auge entspringend und unter demselben neben dem medialen Gesichtsfortsatze nach vorn ziehend nimmt er den unteren Seitenrand des unter dem Vorderhirn sich entwickelnden Gesichts ein; vorn wird er durch die in den medialen Gesichtsfortsatz eingesenkte Nasenhöhle mehr auswärts gedrängt, sodass erst seine unter dem Niveau dieser Nasengegend frei hervorwachsende Gaumenleiste sich medianwärts wenden kann, während er hinter dem Blindsack der Nasenhöhle von Anfang an dem Stammsegmente angeschmiegt bis gegen die Medianebene sich erstreckt. — Die Einheit des medialen Gesichtsfortsatzes ist gerade bei den jüngeren Embryonen der Amnioten (Maulwurf) sehr deutlich zu erkennen, indem der hintere Blindsack der noch unentwickelten Nasenhöhle von einer völlig indifferenten und kontinuirlichen Masse des mittleren Keimblattes allseitig umschlossen wird (*vgl. Taf. XIII Fig. 228*), welche erst weiter nach vorn durch die offene Nasenfurche abwärts gespalten erscheint. Die beiderseitigen medialen Gesichtsfortsätze sind anfangs durch die mediane Lücke des mittleren Keimblattes, in welche sich das Vorderhirn gleichsam einsenkt, viel weiter von einander entfernt als es bei den Batrachiern der Fall ist (*vgl. Taf. XIII Fig. 223*), und fliessen daher auch viel später in der Medianebene zusammen, erst dadurch die vermeintliche und angeblich ursprüngliche vordere Schädelbasis (Dursy) bildend. Die Divergenz ihrer vorderen Enden lässt sie zuerst in ziemlicher Breite das Gesicht vorn abschliessen; später scheinen mir aber die Oberkieferfortsätze jenen Zwischenkiefertheil vollständig zu überwachsen, denn die Lippenmuskeln der Säuger halte ich für richtige Homologa der gleichnamigen Theile der Anurenlarven.

Diese allgemeine Entwickelung der Vorderkopfsegmente, wovon ich nur die für meinen Zweck wichtigsten Punkte hervorhob, ist von Dursy vielfach anders gedeutet worden. Den medialen Gesichtsfortsatz zerlegt er nach dem Vorgange Reichert's in einen mittleren und einen seitlichen Stirnfortsatz. Mit Rücksicht auf das Relief und zum Zwecke der Beschreibung mag diese Unterscheidung ganz nützlich sein; nur darf sie nicht auf den Ursprung beider Fortsätze ausgedehnt werden, wie es Dursy thut, indem er den mittleren mit der vorderen Schädelbasis, also dem Schlussbogen der Urwirbelplatten identificirt, den seitlichen als Visceralfortsatz von der „Bauchplatte" des Kopfes ableitet. Zunächst bleibt uns dabei Dursy die Erklärung schuldig, wie jene Bauchplatte zwischen dem Oberkieferfortsatze und dem Schädel, welche hinten von dessen Basis an bis über das Auge hinauf in Berührung geschildert werden, nach vorn vordringen kann. Ferner hätte im Hinblicke auf die bedeutsamen Folgerungen, die daraus gezogen werden, jener wiederholten Behauptung vom Ursprunge und der Bedeutung des seitlichen Stirn- und des Oberkieferfortsatzes eine Untersuchung vorangehen sollen, was die Bauchplatte eigentlich sei, und ob sie überhaupt am Kopfe in dem gleichen Sinne wie am Rumpfe vorkomme. Ich habe sowohl in der Beschreibung der morphologischen Entwickelung des Batrachierkopfes als auch in der Kritik der bisherigen Vorstellungen über die Zusammensetzung des embryonalen Wirbelthierkopfes überhaupt auseinandergesetzt, dass die Kopfdarmwand eine durchaus andere Zusammensetzung hat wie die Leibeswand des Rumpfes und nicht einmal in ihren einzelnen Abschnitten übereinstimmt (S. 218—229. 231 u. flg.). Mag daher Dursy die Bauchplatte im Sinne v. Baer's oder eines anderen Embryologen auffassen, so bleibt die Annahme, dass sie sich in den Kopf fortsetze, jedenfalls ganz irrig. Nehmen wir aber auch die Existenz der Bauchplatte im Kopfe und den Ursprung der bezeichneten Gesichtstheile aus derselben als richtig an, so lässt sich noch immer nicht deren Bezeichnung als Visceralfortsätze rechtfertigen. Die von Reichert zuerst so genannten Theile sind Bögen, welche das vordere Kopfdarmende abwärts umschliessen; der seitliche Stirn- und der Oberkieferfortsatz umwachsen dagegen vor dem Kopfdarme nur die Gesichtshöhlen, welche dem Kopfdarme nichts weniger als homolog sind. Die Spalte endlich, welche nach Dursy jene Fortsätze trennen soll, thatsächlich aber nicht existirt,*

* Da Dursy Durchschnitte jüngerer Embryonen überhaupt nicht untersucht hat, so hat er bei der Besichtigung von Durchschnittsflächen bei auffallendem Lichte und schwacher Vergrösserung wahrscheinlich die von mir bezeichneten Gewebslücken des mittleren Keimblattes mit einer durchgehenden, von der Oberhaut ausgekleideten Spalte verwechselt.

könnte nur bei einer vollständigen Verkennung des Begriffs der Homologie mit einer Visceralspalte verglichen werden. Kurz, ich komme zum Schlusse dieser Bemerkungen darauf zurück, dass die Dursy'sche Arbeit trotz der zutreffenden Untersuchungen über einzelne spätere Entwickelungszustände des Säugethierkopfes über den eigentlichen morphologischen Aufbau desselben nur mangelhafte und irrige Aufschlüsse geliefert hat. Dagegen muss ich hervorheben, dass die morphologische Entwickelung des Kopfes, soweit ich sie nur verfolgt habe, bei allen Wirbelthieren von denselben Grundlagen ausgeht und ganz im allgemeinen auch denselben Gang offenbart, sodass nur die allmählich stärker hervortretenden Folgen der gegenseitigen Anpassung der in ihren Massen- und äusseren Formverhältnissen wechselnden Einzeltheile die definitiven Unterschiede hervorrufen. Von diesen treten diejenigen des Vorderkopfes, also der vorderen Hirnhälfte und des Gesichtes mit dem Kieferapparate am stärksten hervor, wesshalb ich auch deren wahrscheinliche Ursachen besonders hervorhob. Je träger sich der Hirntheil anfangs entwickelt und je ungünstiger sich alsdann das Massenverhältniss zum Kiefertheile gestaltet, desto weiter rückt dieser unter ihm vor, um den unter dem schmalen Hirntheile gleichfalls schmalen Kopfdarm (innere Mundhöhle) mit zwei abwärts wachsenden Schenkeln zu umfassen; durch ihre obere vordere Verbindung mit den unter dem Vorderhirn hervortretenden medialen Gesichtsfortsätzen wird zwischen den sagittalen wulstigen Rändern beider Bildungen eine mediane Mundfurche angelegt, sodass das dadurch vorgezeichnete Rundmaul nur den kleineren Abschnitt des ganzen Kiefertheils in Anspruch nimmt, der grössere zu dem schräg auf- und rückwärts ziehenden Bewegungsapparat desselben verbraucht wird (Anurenlarven). Die Ursachen, welche das Massenübergewicht des Kiefertheils hervorrufen, wirken aber offenbar auch noch auf den Zungenbeinbogen, dessen Muskelmassen sich dem Kiefersuspensorium anschliessen. Diese mächtige Entwickelung der Kiefermuskulatur und des ihr zur Stütze und Befestigung dienenden Suspensoriums passt insofern zum kleinen Bewegungsobjekt, dem eigentlichen Larvenmaul, als die meisten jener Muskeln gegen die zu bewegenden Hebel ausserordentlich geneigt liegen und daher unter ungünstigen Bedingungen wirken. Ganz anders gestaltet sich das Ergebniss dort, wo das Hirn gleich anfangs durch seine Entwickelung den Kiefertheil so sehr überwiegt, dass es sich ganz vor ihn und den von ihm eingeschlossenen Kopfdarm lagert und die Ausbildung dieser Theile in die Breite veranlasst (Teleostier, Amnioten). In Folge der sich daraus ergebenden queren Mundbucht wird auch ein grösserer Abschnitt des Kiefer-

theils in den queren ventralen Unterkiefer verwandelt, welcher durch die zurückgedrängten und steiler gerichteten Kaumuskeln unter günstigeren Bedingungen bewegt, einen in die Gesichtsbildung viel weniger eingreifenden und doch viel stärkeren Hebelapparat darstellt, als es im ersten Falle möglich war. Indem aber den Anurenlarven die Bedingungen zur Herstellung dieses zweiten Typus der Vorderkopfbildung nicht ganz fehlen, sondern erst spät zur Geltung kommen, stellen sie sich als die erwünschtesten Verbindungsglieder beider Typen dar. Wenn aber der Uebergang ihrer Larvenform in die definitive, den Teleostiern und Amnioten entsprechende Kopfform klar vorliegt, so scheint mir nunmehr auch ein Vergleich der ersteren mit der Organisation des Cyklostomenkopfes wenigstens der Neunaugen ausführbar. Abgesehen von der auffallenden Uebereinstimmung im Schädel der jungen und erwachsenen Neunaugen und der Anurenlarven, worauf ich später zurückkomme, will ich hier nur auf den dem Schädel der Neunaugen seitlich angefügten Knorpelrahmen hinweisen, welcher das Auge trägt und vorn und hinten einen Fortsatz ausschickt, von denen der erstere schräg vor- und abwärts gerichtet sich mit einem vorderen Mundknorpel verbindet, der hintere wenigstens ebenfalls nach vorn zum Munde ziehenden Muskeln zum Ursprunge dient (vgl. J. Mueller Nr. 76 I S. 106—110 Taf. IV). Schon J. Mueller verglich diesen ganzen Skelettheil mit dem Kiefersuspensorium und dem Flügelgaumenbogen der Knochenfische und nannte den hinteren Fortsatz ein Zungenbeinhorn (a. a. O. S. 162—163); ungleich ansprechender finde ich aber den Vergleich mit den gleichnamigen Theilen der Anurenlarven (*vgl. Taf. XVIII Fig. 324*). Die schräg vorwärts gerichtete Lage dieses Suspensoriums der Neunaugen und der von ihm entspringenden mächtigen Muskelmassen stimmt nach der oben gegebenen Auseinandersetzung mit dem weit vorgerückten Saugmaul gut überein; da sich aber dieses bei den Neunaugen viel stärker und entschiedener entwickelt als bei den Anurenlarven, wo es doch schon den Unterkiefer rudimentär erscheinen lässt, so finde ich es nicht auffallend, dass die ersteren einen Unterkiefer ganz entbehren und statt dessen im knorpeligen Lippenringe und dem vorderen Mundschilde nebst ihren knorpeligen Anhängen * ganz eigenthümliche, ausschliesslich der Unterstützung der Lippen dienende Bildungen besitzen. Diese Auffassung gewinnt durch den Umstand, dass das Larvenmaul der Neunaugen (Ammocoetes) durch die

* Es könnte vielleicht die hintere Seitenplatte des Mundschildes (J. Mueller a. a. O.) davon ausgenommen werden, indem sie wegen ihrer Lage und Verbindung mit dem Suspensorium dem Oberkieferknorpel der Anurenlarven verglichen werden dürfte.

Anwesenheit einer grossen schirmdachähnlichen Oberlippe und einer kleinen zurückstehenden und quergeschweiften Unterlippe (vgl. Rathke Nr. 137 S. 68. 75, Taf. III Fig. 15, M. Schultze Nr. 92 S. 25), sowie durch die Abwesenheit jenes besonderen Mundskelets dem Larvenmaul der Anuren bedeutend ähnlicher ist als dasjenige der erwachsenen Neunaugen; die Neunaugenlarve steht also nach ihrer allgemeinen Kopfbildung in der Mitte zwischen dem fertig entwickelten Neunauge und den Anurenlarven, deren beider Formen von jenem indifferenten Zustande immer mehr divergiren, indem einmal der cyklostome Charakter, immer einseitiger ausgeprägt, zu ganz besonderen Bildungen hinführt, anderseits in die Organisation des ursprünglichen Rundmauls neue Formelemente wie der am Suspensorium befestigte Unterkiefer eingehen, welche die Verwandlung dieses Typus in einen wesentlich anderen, den des queren Greifmauls, ermöglichen. Dadurch, dass dies in der individuellen Entwickelung der Anuren wirklich ausgeführt wird, gewähren sie uns die befriedigendste Einsicht in den ursprünglichen und ursächlichen Zusammenhang beider Typen. Die morphologischen Grundlagen beider sind eben dieselben, und selbst die Ursachen ihrer Umbildung in der einen oder anderen Richtung schliessen sich nur in den extremsten Bildungen aus (Cyklostomen und Amnioten), und können im übrigen sich mannigfaltig kombiniren. So sehen wir die Ursachen beider Entwickelungsrichtungen in den Anurenlarven gewissermassen vereinigt und nur abwechselnd das Uebergewicht erlangen. Bei den Teleostiern ferner überwiegen die Formbedingungen für den zweiten Typus der Vorderkopfbildung allerdings gleich im Anfange der Entwickelung; doch nimmt das Uebergewicht der Hirnbildung in der Folge so stark ab, dass trotz der quermäuligen Anlage unter Umständen nachträglich eine Annäherung an die Kieferbildung der Anurenlarven darin sich zu erkennen gibt, dass die beweglichen Skelettheile des oberen Mundrandes (Maxillare, Intermaxillare) sich auf den Unterkiefer stützen, und zwar oft so steil, dass die genannte Aehnlichkeit in Form und Bewegung sofort in die Augen springt.

Die Uebereinstimmung aller Wirbelthiere in den primär-morphologischen Anlagen und der allgemeinen Entwickelung des Hinterkopfes ist weit leichter kenntlich als diejenige des Vorderkopfes, weil dort die Lagebeziehungen und Umbildungen der ursprünglichen Anlagen während der Entwickelung sich länger gleich bleiben. Hinsichtlich der segmentalen Gliederung und der grundlegenden Zusammensetzung der Schlundwand habe ich jene Uebereinstimmung allerdings nur für die Batrachier und Knochenfische unmittelbar nachweisen

können. Wenn wir aber an den Embryonen der Amnioten wenigstens dieselben ursprünglichen Nervenanlagen im Rückentheile des Hinterkopfes, deren Entstehung zu den frühesten Sonderungen der Embryonalanlagen gehört, und ferner dieselbe Schlundspaltung wie bei den niederen Wirbelthieren erkennen, so dürfen wir wohl mit vollem Recht annehmen, dass den schliesslich noch so differenten Kopfformen aller Wirbelthiere homologe Embryonalanlagen mit derselben segmentalen Gliederung zu Grunde liegen.

Wenn ich nun auf Grund der voranstehenden Vergleiche die Ueberzeugung ausspreche, dass die Batrachier, weil sie wie in den meisten embryologischen Beziehungen, so auch in der Bildungsgeschichte des Kopfes die einzigen klaren und vollständigen Befunde liefern, und ferner die Uebergänge von niederen zu höheren Formzuständen uns lebendig vor die Augen führen, desshalb die einzig sichere Grundlage für jede vergleichende Betrachtung des Wirbelthierkopfes bieten, so trete ich damit in scharfen Gegensatz zu Gegenbaur, welcher dieselbe Frage von einer ganz anderen Seite her zu lösen versucht hat (Nr. 135). Dieser Versuch, in formeller Hinsicht ein Muster vergleichend-anatomischer Darstellung und in der Durchführung ein glänzendes Zeugniss anatomischen Scharfsinns, hat nach meiner Ansicht sein Ziel desshalb verfehlt, weil der Verfasser von der die Methode und den Gang seiner Untersuchungen bestimmenden Auffassung ausgeht, dass die rein anatomische Vergleichung fertiger Formen wirklich zuverlässige Ergebnisse liefere, und bei der Unzulänglichkeit embryologischer Nachweise allein die Lücken unserer Erkenntniss vom Zusammenhange der verschiedenen Formen auszufüllen fähig sei. Ich habe schon mehr als einmal irrige Deutungen hervorgehoben, welche jener Auffassung und Methode ihren Ursprung verdanken und hoffe in dem Folgenden wiederholt den Beweis zu erbringen, dass die vergleichende Anatomie nur als letzte Schlussfolgerung einer vergleichenden Ontogenie volle Sicherheit und bleibende Bedeutung gewinnt, ohne genügende Berücksichtigung derselben aber jedes Kriterium für die Richtigkeit ihrer Schlüsse entbehrt.

Gegenbaur hat sich die Aufgabe gestellt, die Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere zu erklären, indem er es an dem angeblich günstigsten Objekte, den Salachiern, in seinen einzelnen Theilen vergleichend untersucht. Der Angelpunkt der Frage ist die Vergleichbarkeit des Kopfskelets mit dem Wirbelsystem des Rumpfes. Dabei werden zunächst die Fehler der älteren Wirbeltheorie aufgedeckt, welche das fertige knöcherne Kopfskelet in eine Reihe vollständiger Wirbel zu zerlegen versuchte, während die embryonale Grund-

lage desselben, das häutige und knorpelige Primordialkranium, „keine Spur einer Gliederung in Wirbel“ zeige, und der Grundstock der Wirbelbildung, die Wirbelsaite, nur die hintere Hälfte der Schädelanlage durchziehe (Nr. 135 S. 1—8). Wenn daher der Schädel nicht als aus wirklichen Wirbeln zusammengesetzt angesehen werden dürfe, so seien doch in seiner Entstehungsgeschichte und seinem späteren Verhalten genügende Anhaltspunkte vorhanden, um seine Bildung auf dieselben Grundlagen wie bei den Wirbeln des Rumpfes zurückzuführen. Soweit die Wirbelsaite den embryonalen Kopf durchzieht, wird sie von denselben skeletogenen Theilen wie im Rumpfe umgeben,* von denen die den Wirbelbögen entsprechende kontinuirliche Knorpelschicht aufwärts das Hirn und das ihm anliegende Gehörorgan umwächst (a. a. O. S. 26—29); dabei sei die Anpassung dieses vertebralen Schädelknorpels an das Gehörorgan so offenbar, dass in den Wirbelthierformen, welche das letztere noch nicht besassen, die Labyrinthregion nothwendig ebenso einfach gestaltet war wie die Occipitalregion, welche sich in ihrer Gestalt oft noch unmittelbar an die Wirbelsäule anschliesse (S. 30—52. 258—260). Ferner könne der Mangel einer Gliederung im Schädelknorpel nicht gegen seine Wirbelnatur zeugen: denn jene Gliederung könne auch an einzelnen Abschnitten der Wirbelsäule fehlen, sodass das Kriterium des Wirbels nicht sowohl in seiner vollständigen Sonderung als in der Beziehung zu einem bestimmten Körpersegmente (Metamer) zu suchen sei (S. 260—263). Es entwickele sich also der bis zum Vorderende der Wirbelsaite oder bis zur Sattelgrube reichende Abschnitt des Primordialschädels im wesentlichen ebenso wie die Rumpfwinkel, wogegen die vor der Sattellehne befindliche Schädelhälfte sowohl wegen der Abwesenheit der Wirbelsaite und ihrer Scheide als auch desshalb, weil ihre Grundlagen, die beiden seitlichen Schädelbalken Rathke's erst nachträglich aus der hinteren Schädelbasis hervorwüchsen, von jener Homologie als prävertebraler Schädeltheil ausgeschlossen werden müsse (S. 119—134. 295).

Bleiben wir zunächst bei diesen grundlegenden Ausführungen Gegenbaur's stehen, so muss die Unhaltbarkeit der alten Wirbeltheorie ebenso unbedingt zugegeben werden wie die Uebereinstimmung der allgemeinen Grundlagen der Rumpfwirbel und des Schädels. In der näheren Begründung und Bestimmung

* Da mir die in Rede stehende Schrift Gegenbaur's bei der Abfassung des VII. Abschnittes (vgl. S. 420) noch nicht vorlag, so muss ich nachträglich hinzufügen, dass Gegenbaur nunmehr zu seiner ersten, später verworfenen und von W. Mueller wieder aufgenommenen Ansicht zurückgekehrt ist (Nr. 135. S. 123. 126), dass die äussere (skeletogene) Chordascheide nicht von der Wirbelsaite selbst abstamme.

dieser Homologie kann ich aber Gegenbaur nicht folgen. Allerdings kann nur der hintere chordale Abschnitt der Schädelbasis mit einer Reihe von noch ungesonderten Wirbelkörperanlagen verglichen werden; die zugehörigen Homologa der Wirbelbögen sind aber weder auf jene hintere Schädelhälfte beschränkt, noch die ausschliesslichen Elemente der Seitenwand und der Decke des Primordialkraniums. Allerdings sind nach meinen Erfahrungen die Embryonen der Haie nicht geeigneter als diejenigen der Amnioten, die elementare Zusammensetzung des Kopfes im Bereiche des mittleren Keimblattes uns kennen zu lehren; um so bestimmter sind nun aber die Aufschlüsse, welche uns die Entwickelungsgeschichte der Batrachier liefert, und welche aus den schon mehrfach bezeichneten Gründen auf alle übrigen Wirbelthiere angewandt werden dürfen. Darnach gehören alle ursprünglich vor der Chordaspitze befindlichen Schädeltheile einem einzigen vordersten Stammsegmentpaare an, welches in Folge der embryonalen Kopfbeuge horizontal umgelegt war; und da als Grundlage dieses vorderen Schädelabschnitts bei allen Wirbelthieren ein Paar Knorpelbögen erscheint, welche von der Chordaspitze entspringend längs der anatomischen Vorderhirnbasis nach vorn verlaufen und sich endlich ringförmig schliessen, so sehe ich darin gerade den vollkommensten, weil am deutlichsten gesonderten Wirbelring, dessen Körper bloss durch die frühzeitige Zurückziehung der Wirbelsaite in den Bereich des Hinterkopfes verschoben ist. Auf den möglichen Einwurf, dass dieser Wirbelring das Hirn gar nicht umgreife, was doch eine wesentliche Lagebeziehung aller Wirbel sei, ist zu erwidern, dass es am Hirntrichter wohl bei allen Wirbelthieren, bei den Batrachiern dagegen noch in viel grösserem Masse geschieht *(vgl. Taf. XVII Fig. 314—316)*, und dass bloss die überall nachweisliche nachträgliche Zusammenziehung der ursprünglich getrennten Wirbelbögen unter das Vorderhirn bei den meisten Wirbelthieren auch schon während der ersten Entwickelung mitgewirkt haben mag. Es liegt demnach auf der Hand, dass der vertebrale Charakter des vorderen Schädelabschnittes mit der Thatsache, dass die Wirbelkörperanlagen des ganzen Schädels nur bis zur Sattellehne reichen, sich ganz wohl verträgt. Jener erste Wirbelbogenring ist aber nicht die einzige Grundlage der vorderen Schädelhälfte. Rathke, welcher diese seine seitlichen Schädelbalken in allen Wirbelthieren nachwies* und selbst im Knorpelringe der vorderen Schädel-

* Da Rathke gerade bei den niederen Wirbelthieren die jüngsten Entwickelungsstufen dieser Skelettheile nicht kannte, so ist ihm auch entgangen, dass sie an der Stelle ihrer späteren Vereinigung ursprünglich weit auseinanderstehen. Der mittlere Schädelbalken oder die bindegewebige Leiste über der künftigen Sattellehne hat mit den seitlichen Balken gar

basis der Neunaugenlarven mit Recht dieselbe Bildung erkannte (Nr. 21 S. 7. 8. 16. 19. 22), hat deren Betheiligung am Aufbau der vorderen Schädelhälfte im allgemeinen richtig gesehen, aber irrig gedeutet. Er nahm an, dass die orbitale Schädelwand (vorderer Keilbeinflügel) der Batrachier und Knorpelfische eine unmittelbare Fortsetzung der seitlichen Schädelbalken sei (a. a. O. S. 17. 25); bei den Knochenfischen (Blennius viviparus) und den Amnioten, ausgenommen die Eidechsen und Vögel, entständen allerdings gesonderte Knorpeltafeln der vorderen Keilbeinflügel, aber immerhin in einer aus den Schädelbalken hervorgewucherten Grundlage, sodass sie gleich dieser zum Wirbelsystem gerechnet werden müssten (a. a. O. S. 13. 20. 25). Ich kann diese Auffassung nicht theilen. Bei den Batrachiern wächst die orbitale Schädelwand nur bis zu einem gewissen Grade ganz bestimmt aus den cylindrischen Wirbelbögen (Schädelbalken) hervor, da diese sich zusehends abplatten. Da sie aber dabei an den Rändern ihre bestimmte Grenze einbüssen, so muss ich an der Ansicht festhalten, dass ihr Wachsthum nicht weniger durch Anlagerung neuer Bildungselemente an jene Ränder erfolgt (vgl. S. 367. 368). Dasselbe dürfte für alle mit einem sehr vollständigen Primordialschädel versehenen Knorpelfische, also gerade die Selachier, um so mehr gelten, als die noch immer vollständigsten Untersuchungen über die Entwickelung desselben, welche wir Leydig verdanken, dieser Auffassung das Wort reden (Nr. 139 S. 100. 103. 106. 108). Die unbedeutende orbitale Schädelwand der Neunaugen mag dagegen allerdings ausschliesslich aus den ursprünglichen Wirbelbögen der Ammocoetesform hervorgehen. Bei den Forellenembryonen sehe ich aber die vorderen Wirbelbögen in ihrer Gestalt längere Zeit unverändert unter dem Vorderhirn bloss immer mehr zusammenrücken, während im Umfange des vorderen Schädeldachs, also von ihnen vollständig getrennt und sogar weit entfernt ein schmaler Knorpelstreif entstanden ist. Ebenso kann ich an Coronella laevis bestätigen, was Rathke von Coluber natrix aussagt, dass nämlich die orbitale Schädelwand aus einer grossen von den Schädelbalken gesonderten Knorpelplatte hervorgeht, welche später den grössten Theil der vorderen Schädelkapsel bildet, während jene Balken sich unverändert in der Schädelbasis erhalten (Nr. 115 S. 124. 194). Dursy's Beobachtung, dass die Orbitaldecke und die Orbitalflügel der Säugethiere nicht aus dem hinteren, noch in die Schädelhöhle hineinragenden Rande der medianen

keine Aehnlichkeit und ist, wie es Rathke selbst angibt, ein vergängliches Gebilde (Nr. 21 S. 8). Da dieser Theil übrigens nicht eine Eigenthümlichkeit der Amnioten ist (vgl. Rathke a. a. O. S. 7), sondern allen Wirbelthieren nur in wechselndem Masse zukommt, verdient er eine eigene Bezeichnung, wozu ich die eingebürgerte Rathke'sche beibehalte.

Scheidewand des Gesichts, also nach RATHKE's Erklärung der miteinander verschmolzenen Schädelbalken, hervorwachsen, sondern durch lokale Differenzirung entstehen, spricht natürlich gerade gegen ihren vertebralen Charakter, während DURSY sie trotzdem nach der alten Schädelwirbellehre für Wirbelbögen erklärt (Nr. 136. S. 182. 193. 206). Was endlich die Ausfüllung des vorderen Wirbelbogenrings oder die Bildung des Mitteltheils von der vorderen Schädelbasis betrifft, so beruht dieselbe überall, wo sie vorkommt, auf einem selbstständigen Vorgange. Dies war bereits RATHKE bekannt (Nr. 21 S. 10—12. 17. 22, Nr. 115 S. 123); bei seiner Auffassung der Schädelbalken als Wirbelbogenbasen musste ihm jedoch jenes Mittelstück des vorderen Keilbeinkörpers als Bestandtheil eines Wirbelkörpers imponiren, während nach meiner Darstellung darin nur das quere Schlussstück der in den Kopf fortgesetzten und an seinem Vorderende horizontal umgebogenen Wirbelröhre zu sehen ist. — Es ergibt sich aus diesen Thatsachen, dass der erste Wirbelbogenring (Schädelbalken) entgegen der Deutung RATHKE's nicht durchweg die Grundlage auch nur der seitlichen und oberen Knorpeltheile des vorderen Primordialkraniums ist, sondern wahrscheinlich bloss bei den Neunaugen diese Rolle spielt, bei den übrigen Knorpelfischen und den Batrachiern in geringem Grade, ganz entschieden aber bei den höheren Wirbelthieren durch accessorische Bildungen zu jenem Schädeltheil ergänzt wird.

Ebenso wenig wie der mit Unrecht „prävertebral“ genannte vordere Abschnitt des Primordialkraniums verdient der hintere Abschnitt die Bezeichnung „vertebral“ in dem Sinne, dass alle seine Knorpeltheile aus kontinuirlich miteinander hervorgewachsenen Wirbelbögen bestehen. Schon RATHKE sieht in der Ohrkapsel eine vom Wirbelsystem ganz gesonderte Bildung; dagegen werden die unmittelbar vor derselben gelegenen hinteren Keilbeinflügel, mögen sie auch gesondert auftreten wie bei der Natter, gleich den vorderen Keilbeinflügeln und dem Occipitalringe von der hinteren Schädelbasis abgeleitet und daher dem Wirbelsystem hinzugezählt (Nr. 21 S. 13. 25, Nr. 115 a. a. O.). Meine Untersuchungen an den meisten Wirbelthieren haben mich zur Ueberzeugung gebracht, dass die ihnen allen gemeinsamen ventralen Theile der hinteren Schädelhälfte nur die Schädelbasis und der Occipitalring sind, dass aber die Bedeutung der übrigen Bestandtheile, wenn dieselben auch nach dem anatomischen Verhalten sehr ähnlich erscheinen, je nach den einzelnen Abtheilungen sehr verschieden sein kann. — Wie ich es für die Batrachier bereits nachgewiesen habe (S. 632), wird der grössere Theil der hinteren seitlichen Schädelwand von

dem Schläfenflügelknorpel und der knorpeligen Ohrkapsel eingenommen, also Skelettheilen, welche beide getrennt von den in der Schädelbasis enthaltenen Wirbelelementen entstehen und von denen das erstere durch seine Grundlage (äusseres Segment) von der Bildungsstätte der Wirbel (Stammsegmente) fundamental geschieden, den nicht entwickelten Wirbelbogen des zweiten Kopfsegments vertritt, das andere aber, die Knorpelkapsel des Ohrs, eine dem Wirbelsystem noch fremdere Einschaltung darstellt, an welche sich erst wieder ein vertebrales Stück der seitlichen Schädelwand anschliesst. Da das letztere oder der Occipitalring dem 3. und 4. hinter das Ohrbläschen verdrängten Kopfsegmente gemeinsam angehört, auch deren beide Nervenstränge (N. glossopharyngeus, N. vagus) seine Wurzel durchsetzen, so muss man in ihm das Aequivalent zweier miteinander verschmolzenen Wirbelbogenabschnitte anerkennen. Wie weit der in den Hinterkopf übergreifende Orbitalflügelbogen sowie überhaupt die vor dem Occipitalringe befindlichen Knorpeltheile des Schädeldachs von jenem oder dem vorderen Wirbelringe abzuleiten sind, ist gerade bei den Batrachiern schwer zu entscheiden. Die häutigen Theile des Schädeldachs habe ich in der Beschreibung als unmittelbare Fortsetzungen des Perichondriums der beschriebenen Knorpel „perichondrale“ genannt, um damit anzudeuten, dass es nicht Reste eines häutigen Primordialschädels sind, welcher als Vorläufer des knorpeligen demselben zugleich als Grundlage diente. Die Anlage eines Knorpels ist weder jemals häutig noch ein fertiges Gewebe, und jene Verbindungshäute des Schädels entstehen ebenso wie die ihnen homologen Zwischenbogenbänder des Rumpfes später als die Wirbelbögen; so lange man aber diese Bänder nicht zu den Wirbelelementen zählt, können auch jene häutigen Schädeltheile überall nur als accessorische betrachtet werden.

Der Schädel der Neunaugen bietet in seiner hinteren Hälfte gewisse Unterschiede vom Primordialkranium der Batrachier dar. Die Wurzel des Kiefersuspensoriums, welche bei den Neunaugenlarven unmittelbar vor und unter dem vorderen Ende der Ohrkapsel mit dem vorderen Wirbelbogen zusammenhängt, behält diese Lage auch im erwachsenen Thiere, sodass es höchst wahrscheinlich ist, dass der in die Höhe auswachsende Wirbelbogen über ihr mit der Ohrkapsel zusammenstösst und sie somit von der Betheiligung am Aufbaue der Schädelwand ausschliesst, wenn nicht diese Betheiligung vielleicht an der Schädelbasis in bescheidenem Masse stattfindet (vgl. J. Mueller Nr. 76 I S. 106—110, Taf. IV, Langerhans Nr. 138 S. 34 Taf. IV Fig. 2). Ferner ist der dorsale Schluss des Occipitalringes jener orbitalen Schädelwand so nahe ge-

rückt, dass ihr unmittelbares Zusammentreffen an der Seite des Schädeldachs angenommen werden darf. Unter diesen Voraussetzungen besitzen natürlich die Neunaugen die einfachste Zusammensetzung des Schädels, indem derselbe neben den beschriebenen Wirbelelementen nur die Ohrkapsel und das Schlussstück der ganzen Wirbelröhre (harter Gaumen J. MUELLER) als accessorische Stücke enthält. Denn dass die Ohrkapsel mit den Wirbelanlagen nichts gemein hat, scheint mir auch abgesehen von den bezüglichen embryologischen Beweisen für die übrigen Wirbelthiere, aus den angeführten Darstellungen selbst deutlich genug hervorzugehen.

Die Knochenfische stehen in den eben erörterten Punkten den Batrachiern wieder näher als die Neunaugen. Die hintere Schädelbasis der von mir untersuchten Forellenembryonen ist von dem das Gehörorgan anfangs nur lateralwärts bedeckenden Knorpel durch eine deutliche und stellenweise breite Lücke getrennt; nur an beiden Enden des Gehörorgans setzt sie sich in seitliche Bögen fort, welche mit dem äusseren Ohrknorpel alsbald in kontinuirlichen, wenngleich längere Zeit nur lockeren Zusammenhang gerathen. Das hintere Bogenpaar unterscheidet sich vom Occipitalringe der Batrachier nicht. Der vordere Seitenast der Schädelbasis beginnt am vorderen Wirbelbogen, bald nachdem derselbe die Wirbelsaite verlassen hat,* zieht dann bogenförmig nach aussen und zwischen den Stämmen des Trigeminus und Facialis unter das Vorderende des Gehörorgans und verschmilzt mit dessen äusserer Knorpelwand nur wenig einwärts von der Stelle, wo das Hyomandibulare dieselbe noch sehr nahe von der Basalseite berührt. Wenn ich hinzufüge, dass das Hyomandibulare, wie ich weiter unten beweisen werde, zum Kiefersuspensorium gehört, und daran erinnere, wie bei den Batrachiern die ursprüngliche Wurzel des Suspensoriums (Schläfenflügelknorpel) sich von seinem äusseren Theile trennt, so ist es kaum zweifelhaft, dass wir in jenem Seitenaste des ersten Wirbelbogens nicht einen Auswuchs desselben, sondern ein mit ihm sekundär verbundenes Homologon des Schläfenflügelknorpels der Batrachier vor uns haben. Seine geringe Entwickelung bei unseren Fischen ist dadurch bedingt, dass ihr Auge und Ohr, welche anfangs weit auseinander vor und hinter dem ersten äusseren Segment lagen, während und nach der Bildung der Kopfbeuge sehr nahe zusammenrücken und dadurch sowohl das Wachsthum des Schläfenflügelknorpels in die Höhe unterdrücken, als ihn auch von den zurückgedrängten Aussentheilen des Kiefersuspensoriums trennen. Durch seine frühzeitige Ver-

* Bei den Salmoniden verlässt der vordere Wirbelbogen die Wirbelsaite schon hinter ihrer Spitze, sodass dieselbe frei hervorragt (vgl. VOGT Nr. 123 S. 111 Taf. VII Fig. 166).

schmelzung mit der Ohrkapsel lassen sich seine Grenzen später ebenso wenig bestimmt unterscheiden wie bei den Batrachiern; jedenfalls ist er im vorderen unteren Theile des Pro-oticum enthalten. Im Anschlusse an das äussere Ende des Schläfenflügelknorpels der Forelle setzt sich ein nach vorn über das Gehörorgan vorragender Saum seiner Knorpelwand aufwärts fort, um in den schon erwähnten seitlichen Knorpelstreifen des vorderen Schädeldachs überzugehen. Ob nun diese Bildungen, welche ich für die Grundlagen des Ali- und Orbitosphenoids und des Schädeldachs halte, vom Schläfenflügelknorpel oder von der Ohrkapsel ausgehen oder endlich, was wohl wahrscheinlicher ist, eine ganz lokale Entstehung haben, ist von gar keinem Belang gegenüber der Thatsache, dass sie ausserhalb des Wirbelsystems stehen.

An die oben erläuterte Zusammensetzung des Teleostierschädels schliesst sich der Schädelbau der Reptilien ziemlich eng an. Bei Coronella laevis und Anguis fragilis finde ich die hintere Schädelbasis im allgemeinen so wie sie Rathke von Coluber natrix beschrieben hat (Nr. 115 S. 33. 34. 122 u. flg.); nur hat er die vordere Hälfte des Schädelabschnitts der Wirbelsaite desshalb übersehen, weil dieselbe nicht in der Schädelbasis steckt wie die hintere Hälfte, sondern ihr nur aufliegt und daher bei der Abtragung der Hirnhäute mit diesen entfernt wird. Ueber die gesonderte Anlage der Ohrkapsel und die Bildung des Occipitalringes habe ich nichts hinzuzufügen. Von anderen Stücken der hinteren Schädelhälfte beschreibt Rathke nur die sogenannten hinteren Keilbeinflügel, welche als Knorpel getrennt von der Schädelbasis auftreten, aber wahrscheinlich doch ursprünglich aus derselben hervorgewachsen seien und später ausser der Schläfengegend gleich den vorderen Keilbeinflügeln die zugehörigen Abschnitte des Schädeldachs, die Parietalia, bilden (Nr. 115 S. 124. 193. 194, Nr. 21 S. 13. 25). Die Auffassung Rathke's über den Ursprung dieser Knorpelplatten der Schlangen ist aber nach meinen Beobachtungen unbegründet, und wenn selbst die Beschreibung derselben richtig ist, so ist dagegen ihre Bezeichnung unpassend. Das Homologon des Schläfenflügelknorpels der Batrachier und Teleostier, welches die Schlangen und Eidechsen gemeinsam besitzen, hat Rathke allerdings gezeichnet (Nr. 115 Taf. VII Fig. 17 c*), aber als bedeutungslosen Fortsatz der Ohrkapsel unbeachtet gelassen. Er besteht schon von dem Erscheinen der erstgenannten Knorpelplatte, beginnt an der Wurzel des ersten Wirbelbogens dort, wo nach Rathke ursprünglich das stielförmige Kiefersuspensorium aus der Schädelbasis hervortritt, und zieht durch den zwischen der letzteren und dem Vordertheil der Ohrkapsel befindlichen

Zwischenraum aus- und rückwärts unter diese Kapsel (vgl. Nr. 115 Taf. VII Fig. 12. 17). Nach seinen Verbindungen, seiner Lage zwischen den Austrittsstellen des Trigeminus und Facialis entspricht er ebenso sehr den oben bezeichneten Schläfenflügelknorpeln, namentlich demjenigen der Fische, als der Rathke'sche Keilbeinflügel durch seine Lage vor dem Trigeminus, durch seine späte und wie ich an Coronella laevis sehe, von dem unterdessen rückwärts verschobenen Kiefersuspensorium vollkommen getrennte Entstehung von jener Homologie ausgeschlossen wird. Die Verbindung jenes Schläfenflügelknorpels der Reptilien mit dem äusseren Kiefersuspensorium habe ich in Ermangelung genügend junger Embryonen allerdings nicht gesehen; da jedoch sein mediales Ende dieselbe Stelle einnimmt wie nach Rathke's Beobachtung der ursprüngliche Stiel des Kiefersuspensoriums, und sein laterales Ende ganz entsprechend der starken Verschiebung des letzteren nach hinten ebenfalls dorthin gerichtet ist, so halte ich es für mehr als wahrscheinlich, dass bei den Reptilien die nach Ursachen und Folgen gleiche frühzeitige Trennung der Wurzel oder des Stiels vom äusseren Theile des Kiefersuspensoriums eintritt wie bei den Batrachiern und Knochenfischen. Dann erscheint es aber auch erklärlich, dass Rathke jenen an der Schädelbasis zurückgelassenen Stiel, weil er ihn in der veränderten Lage nicht wiedererkannte, sich mit dem übrigen Suspensorium ablösen und verkümmern liess (Nr. 115 S. 126. 127). Ist einmal der Schläfenflügelknorpel der Reptilien bestimmt, welcher später ebenso wie bei den Knochenfischen in das Pro-octicum aufgeht, so ergibt sich die richtige Deutung des Rathke'schen Keilbeinflügels von selbst: es ist bloss ein Parietale, welches wegen der geringen Ausbildung des eigentlichen Keilbeinflügels vor demselben und der Ohrkapsel bis an die Schädelbasis hinabreichen kann. Zum Ueberflusse mache ich darauf aufmerksam, dass er niemals den sogenannten hinteren Keilbeinkörper berührt, sondern eine gute Strecke davor an die vorderen Wirbelbögen oder Schädelbalken herantritt. Nach seiner Entstehung ist er dem Wirbelsystem ebenso fremd wie die Ohrkapsel oder der Schläfenflügel; denn die Annahme Rathke's, dass der letztere oder sein Kieferstiel mit dem Unterkiefer und Flügelgaumenbogen gleich einer Rippe aus der Schädelbasis hervorwüchse (Nr. 115 S. 78), entbehrt in demselben Masse jede direkte Begründung, als sie indirekt durch den Vergleich mit den Batrachiern widerlegt wird. Die Columella der Eidechsen kann nach Rathke's Vorgang auf Grund ihrer Lagebeziehungen sehr wohl mit dem Seitentheile des Parietale der Schlangen verglichen werden (Nr. 21 S. 13); denn ihre besondere Verbindung

mit dem Flügelbein lässt sich aus der bei den Schlangen fehlenden Anlagerung des letzteren an die Schädelbasis erklären. Jedenfalls lässt sich das Parietale der Schlangen mit den knorpeligen Grundlagen des Alisphenoids und des Schädeldachs der Teleostier ebenso gut vergleichen wie die Orbito-Frontalia (vordere Keilbeinflügel, vorderes Schädeldach) beider Formen; und da das „Alisphenoid" gar zu sehr an den „Schläfenflügelknorpel" erinnert, so wäre es vielleicht passender, den ersteren Namen ganz aufzugeben und den Orbito-Frontalia die Temporo-Parietalia entgegenzustellen, welche beiden in wechselnder Ausdehnung sich auf je einen der durch ihren Namen bezeichneten Theile beschränken können (Orbitalia, Frontalia; Temporalia, Parietalia).

Ueber die Genese des Vogelschädels weiss ich nichts weiter anzugeben als was schon Rathke bekannt war und wonach sie in den vertebralen Schädelanlagen (Schädelbasis, Occipitalring) mit der bereits betrachteten Schädelentwickelung namentlich der Reptilien übereinstimmt. — Dasselbe gilt auch von den Säugethieren, deren Keilbeinflügel sich übrigens leicht mit dem Orbital- und Schläfenflügelknorpel der Batrachier in Parallele bringen lassen. Die Uebereinstimmung der Schläfenflügel halte ich wegen ihrer gleichen Lagebeziehungen zur Schädelbasis, zur Ohrkapsel und zum Trigeminus für gesichert. Dann braucht man, um die Homologie der vorderen Flügel vollständig zu machen, zum Bestande des von mir so genannten Orbitalflügels der Batrachier nur noch dessen Wurzelstück bis zum Austrittsloche des Opticus hinzuzurechnen (*vgl. Taf. XVIII Fig. 331*). Darnach weicht aber auch der Säugethierschädel hinsichtlich seiner vertebralen Zusammensetzung in keinem wesentlichen Punkte von den bereits betrachteten Schädeln ab.

Wenden wir uns nun zuletzt zu den höheren Knorpelfischen, insbesondere den Selachiern, so stimmt das, was uns Leydig über die Genese ihres späteren Primordialkraniums mittheilt (Nr. 139 a. a. O.), mehr zu meinen Befunden an den übrigen Wirbelthieren als zu der Auffassung Gegenbaur's. Leydig gibt nämlich an, dass die „festen Gehörkapseln" erst zur Zeit, wann der vordere Wirbelring bereits ausgefüllt ist und der Occipitalring sich zu bilden begonnen, mit der zwischen ihnen liegenden Schädelbasis kontinuirlich verwachsen, und ist offenbar der Ansicht, dass die Knorpelsubstanz auch ausserhalb der genannten Theile lokal entstehe. Wenn also Leydig ein kontinuirliches Aufwachsen des gesammten knorpeligen Primordialkraniums von der Schädelbasis nicht kennt, Gegenbaur es aber behauptet (Nr. 135 S. 27—29), so dürften doch die zahlreichen unzweifelhaften Befunde an anderen Wirbelthieren, welche ganz

unvergleichlich günstigere Untersuchungsobjekte darbieten, den Ausschlag geben. Berücksichtigt man, dass die Primordialschädel aller übrigen Wirbelthiere aus diskreten und ungleichwerthigen Knorpelanlagen hervorgehen, welche in den einzelnen Abtheilungen in verschiedenem Grade zu einem Kontinuum verschmelzen und auswachsen, sodass das fertige Primordialkranium der Batrachier demjenigen der Selachier an Vollständigkeit nicht viel nachsteht, so stellt das letztere eben nur die letzte Stufe dieser sekundären Ausbildung dar, ohne dass es darum in seinen Anlagen irgendwie von den anderen Wirbelthieren abzuweichen brauchte.

Die Ergebnisse der angeführten vergleichenden Betrachtungen des Primordialkraniums der Wirbelthiere sind folgende. 1. Nicht nur die hintere Hälfte desselben, sondern auch die vordere enthält Theile, welche Wirbelanlagen homolog sind. 2. Diese Wirbelanlagen erhalten aber durch die embryonale Kopfbeuge in beiden Kopfhälften eine verschiedene Lage, indem die Bögen im Hinterkopfe gleichwie im Rumpfe auf den horizontal verlaufenden Wirbelkörperanlagen aufrecht stehen, im Vorderkopfe sich horizontal umlegen und daher den zugehörigen Wirbelkörperabschnitt an der Chordaspitze oder der Grenze beider Hälften zurücklassen. 3. Dieser vorderste Wirbelring und der Occipitalring sind nebst der sie verbindenden Schädelbasis die einzigen ursprünglichen Schädelwirbeltheile, welche allen Wirbelthieren gemeinsam sind. 4. Der dem Vorderkopfe angehörige vordere Wirbelring entspricht dem ersten Kopfsegment, repräsentirt daher einen einzigen Wirbel, welcher den in der Grösse sehr wechselnden vor der Sattellehne liegenden Abschnitt der Schädelbasis bildet und theilweise seitlich auswachsen kann (orbitale Schädelwand der Cyklostomen und Batrachier); mit seinen vorderen Fortsetzungen gehört er dem Gesichte an. Die Bögen des zum 2. Kopfsegment gehörigen Wirbelsegments kommen nirgends zur Entwickelung; der auf das 3. und 4. Kopfsegment gemeinsam fallende Occipitalring enthält ebendesshalb die stets ungesonderten Elemente zweier vollständigen Wirbel. 5. Die zwei genannten, nur in ihren Basaltheilen kontinuirlich verbundenen, in den Bogentheilen getrennten Wirbelringe bilden das Primordialkranium nur in Gemeinschaft mit anderen von ihnen unabhängig entstehenden, nicht vertebralen Knorpeltheilen, welche theils dem Wirbelsystem fremden Organen angehören, wie die Ohrkapsel und das den 2. Kopfwirbelbogen vertretende Schädelende des Kiefersuspensoriums (Schläfenflügelknorpel), theils den Interkalarknorpeln der Rumpfwirbelsäule verglichen werden können, wie die Orbito-Frontalia und Tempora-Parietalia der Knochenfische und Reptilien

oder das den ersten Wirbelring ausfüllende Schlussstück der ganzen Wirbelreihe.* Die Ohrkapsel ist ein allen Wirbelthieren, der Schläfenflügelknorpel ein den meisten von ihnen zukommender Bestandtheil des Schädels; die übrigen Schaltstücke sind weder in ihrem Vorkommen, noch in ihrer Lage und Ausdehnung beständig und können selbst durch Auswüchse der Wirbelbögen theilweise ersetzt werden. 6. Die vergleichende Entwickelungsgeschichte der verschiedenen Primordialschädel lehrt uns aber nicht nur, dass sie weder als Kontinuum noch aus lauter homologen Wirbelanlagen entstehen, sondern vermag allein uns den Weg ihrer phylogenetischen Entwickelung anzudeuten. Wir erfahren dadurch, dass die Schädelanlagen die spätesten Bildungen des Kopfes sind, welche sich den schon vorhandenen primär-morphologischen Theilen (Hirn, Sinnesorgane, Wirbelsaite) und deren charakteristischen Lagebeziehungen von kleinem Anfange aus bis zu immer grösserer Ausdehnung anpassen und nicht etwa aus einem gleichartigen früheren Bestande durch jene Theile nachträglich abgeändert werden. Eine solche Annahme hat nur einen Sinn, wenn man den knorpeligen Wirbelanlagen häutige vorangehen lässt, welche mit gewissen fundamentalen Segmenttheilen identisch wären (vgl. Gegenbaur Nr. 135 S. 26); denn dass z. B. das Gehörbläschen früher da ist als irgend eine vertebrale Knorpelanlage, geht aus der Entwickelungsgeschichte aller Wirbelthiere ganz unzweifelhaft hervor. Sie weist aber auch ebenso entschieden die Lehre vom häutigen Primordialschädel und den häutigen Wirbeln zurück. Die Zusammensetzung der uns vorliegenden Primordialschädel ist also nicht ein Zeugniss für die allmähliche Umbildung, der seine einfachen und gleichmässigen ursprünglichen Grundlagen unterlagen, sondern nur ein Ausdruck für die vor seiner Herstellung bereits erreichte Entwickelungshöhe des Wirbelthierkopfes. Da ferner der Schädel früher erscheint als die Rumpfwirbelsäule, so dürfte es konsequenter sein, in seinen von der Wirbelsaite ausgehenden Skelettheilen nicht sowohl durch ungünstige Bedingungen nicht zur vollen Entwickelung gekommene Wirbelanlagen, als vielmehr in der Rumpfwirbelsäule eine höhere Entwickelung jener im Schädel bereits vorgebildeten Skeletstücke zu sehen.

Bei der embryologischen Untersuchung des Schädelbaues habe ich die Frage nach der Wirbelnatur des Primordialschädels im allgemeinen von der besonderen Bestimmung der einzelnen vertebralen Theile gar nicht trennen

* Mir scheint es richtiger, nur solche Schädeltheile mit den Interkalarknorpeln zu vergleichen, welche neben der Ergänzung des Wirbelsystems des Schädels keine anderen ursprünglichen Beziehungen haben; daher kann ich Rathke nicht beistimmen, wenn er jenen Knorpeln allein die Ohrkapsel zur Seite stellt (Nr. 21 S. 32).

können, weil eben die letzteren nicht die einzigen Bestandtheile des Schädels sind und daher von den übrigen einzeln unterschieden werden mussten. Indem aber Gegenbaur zur Ansicht gelangte, dass die hintere Schädelhälfte bloss aus kontinuirlich verbundenen Wirbeln entstehe, musste er die Bestimmung ihrer Zahl und Lage zum Gegenstande einer besonderen Untersuchung machen. Da er nun von der Ueberzeugung ausgeht, dass die Unzulänglichkeit der Entwickelungsgeschichte in diesem Punkte feststehe (Nr. 135 S. 301), sucht er seine Aufgabe dadurch zu lösen, dass er die den fraglichen Wirbeln zu Grunde liegenden, den Rumpfsegmenten homologen Abschnitte aus den Merkmalen der vollendeten anatomischen Formen nachweist. Dabei leiten ihn die Nerven als die beständigsten, mindest wandelbaren Theile (Nr. 134, Nr. 135, S. 264—293). Die der vertebralen Schädelhälfte angehörigen Kopfnerven, also den N. olfactorius und N. opticus ausgenommen, werden nun durchweg für Homologa der Spinalnerven erklärt; und da sie mit den ventralen Hauptästen je einen Visceralbogen versorgen, in welchen Bögen sich eine Metamerenbildung gleich derjenigen des Rumpfes offenbare, wo auf jedes Metamer je ein Spinalnerv komme (Nr. 135 S. 257), so müssten im Kopfe ursprünglich so viele gesonderte Spinalnerven bestanden haben, als es Visceralbögen gibt. Da jedoch an den letzteren eine Reduktion nicht zu verkennen sei, so bezeichneten die noch bestehenden Visceralbögen die Minimalzahl der ursprünglichen und nur allmählich vielfach miteinander verschmolzenen spinalen Kopfnervenstämme (Nr. 135 S. 278). Doch erklärt Gegenbaur die beiden Kiefernerven nur mit Vorbehalt für die ventralen Aeste zweier Spinalnervenhomologa, weil auch ihm die Visceralbogennatur des ersten zugehörigen Bogens, nämlich des Labialbogens, nicht ganz unzweifelhaft erscheint. Der R. ophthalmicus sei der dorsale Ast, die Augenmuskelnerven die motorischen Zweige des 1. und 2. Trigeminusastes (Nr. 135 S. 286—290). Der N. facialis mit dem N. palatinus stelle den Hauptnervenstamm des Zungenbeinbogens vor, wozu sich der N. acusticus als R. dorsalis gesellt (S. 280—286). Hinter dem N. glosso-pharyngeus, dem ersten Kiemennervenstamm, stelle der N. vagus einen Komplex von mindestens fünf solchen ebenso vielen Spinalnerven entsprechenden Stämmen dar, woran die Hypothese geknüpft wird, dass der R. lateralis und R. intestinalis als umgebildete Reste von verloren gegangenen, d. h. in das Darmrohr umgewandelten Kiemenbögen zurückgeblieben seien (S. 264—280). Aus diesen mindestens neun nach dem Typus der Spinalnerven angelegten Kopfnervenstämmen der Selachier ergebe sich die gleiche Zahl von ursprünglichen Metameren des verte-

bralen Kopfabschnittes und folglich von ursprünglichen, später durch Konkrescenz verbundenen Wirbelsegmenten des vertebralen Primordialkraniums (S. 290—293).

Soweit sich diese Ausführungen Gegenbaur's auf die ursprünglichen Metameren und Wirbelsegmente des Kopfes beziehen, kann ich ihnen mit dem kurzen Hinweise darauf begegnen, dass während er eine grössere Zahl jener Theile auf indirekte Weise wahrscheinlich zu machen sucht, die Entwickelungsgeschichte, wie ich gezeigt habe, vier Kopfsegmente und die zugehörigen Schädelwirbelanlagen direkt und mit aller Bestimmtheit nachweist und dadurch die endgiltige Entscheidung fällt. Aber auch hinsichtlich der anderen wichtigen Verhältnisse der Kopfbildung, auf welche näher einzugehen Gegenbaur bei seiner Beweisführung sich veranlasst sah, namentlich hinsichtlich der Spinalnervennatur der Kopfnerven und der Metamerenbildung und Homologie der Visceralbögen stimmen die Ergebnisse der Gegenbaur'schen Untersuchungen mit den embryologischen Befunden nicht überein. Zur leichteren Uebersicht werde ich im Folgenden die beiderlei Auffassungen, und zwar zuerst mit Bezug auf die Kopfnerven, dann auf die Visceralbögen vergleichend betrachten.

Bei der Untersuchung der Kopfnerven handelt es sich zunächst um ihre Zugehörigkeit zu den ganzen hintereinander liegenden segmentalen Abtheilungen des Kopfes, ferner um ihre Unterscheidung, je nach dem Ursprunge aus dem inneren oder äusseren Segmente des mittleren Keimblattes oder aus anderen Embryonalanlagen jeder Abtheilung. Zu den letzteren gehören der Sehnerv und die Seitennerven als Erzeugnisse des oberen Keimblattes; die übrigen Kopfnerven entstehen aus dem mittleren Keimblatte. Gegenbaur vertheilt dagegen alle Kopfnerven auf seine beiden grundlegenden Abschnitte des Kopfes in der Art, dass der Olfactorius und Opticus auf den prävertebralen, alle übrigen auf den vertebralen Theil kommen. Jene beiden Sinnesnerven seien mit den anderen Kopf- und den Spinalnerven des Rumpfes nicht vergleichbar, einmal weil sie in ihren Stämmen als zum Gehirn gehörige Centralorgane sich ergeben, und ferner weil der prävertebrale Kopftheil eine Metamerenbildung überhaupt entbehre (Nr. 135 S. 290—292). Da es nun aber einen prävertebralen, von der Metamerenbildung ausgeschlossenen Kopftheil nicht gibt, so können auch jene beiden Sinnesnerven die ihm eigenthümlichen Nervenbildungen nicht darstellen; sie fallen vielmehr mit dem ganzen Trigeminus, den vorderen Seitennerven mit inbegriffen, und den Augenmuskelnerven gemeinsam in den Bereich der ersten segmentalen Kopfabtheilung (Vorderkopf). Auch kann ihre Bedeutung als Centralorgane gegen ihre Vergleichung

mit peripherischen Nerven gar nicht aufgeführt werden, da die embryologischen Beweise, auf welche sich Gegenbaur dabei stützt, nicht stichhaltig sind. Für den Olfactorius der Batrachier habe ich nachgewiesen, dass sein Stamm nicht aus einer unmittelbaren Verschmelzung der Geruchsplatte und des Vorderhirns, sondern durch Vermittelung einer zwischengelagerten Masse des mittleren Keimblattes entsteht (S. 331). Und wenn ich dabei auch der Vermuthung Raum gab, dass später auch Elemente des Hirns in jene ursprüngliche Nervenbrücke einwandern, so scheint mir doch die Annahme, dass die letztere auf jene Weise endlich durch einen specifischen Hirntheil vollständig ersetzt werde, ebenso unbegründet wie etwa die Bezeichnung der in ähnlicher Weise entstehenden Spinalnervenwurzeln als besondere Centralorgane.* Wenn ich aber gleichfalls den Tractus olfactorius ausser allen Vergleich mit den übrigen aus dem mittleren Keimblatte hervorgehenden Nervenstämmen stelle, so geschieht es desshalb, weil ihm die ursprüngliche morphologische Anlage fehlt, welche jene auszeichnet, er vielmehr aus einer sekundären Anpassung eines morphologisch indifferenten Theils an besondere lokale Formverhältnisse sich entwickelt. — Hinsichtlich des Opticus kann seine Auffassung als Centralorgan nur auf der bisher üblichen Vorstellung beruhen, dass die Augenanlage ein wirklicher Auswuchs des Hirns sei. Diese Vorstellung ist aber nach meinen Untersuchungen für das Auge nicht weniger unstatthaft wie für das Geruchs- und Gehörorgan (S. 180); soll daher der Opticus nach seiner Genese — denn nach seinem anatomisch-physiologischem Verhalten unterscheidet er sich von allen übrigen Nervenwurzeln in keinem wesentlichen Punkte — sich als Centralorgan ausweisen, so liegt kein Grund vor, dieselbe Bedeutung der Netzhaut, der Geruchsplatte und den epithelialen Bildungen des Labyrinths vorzuenthalten, welche gemeinsam aus der von der Hirnanlage abgegliederten Sinnesplatte hervorgehen. Wenn wir aber diese Organe als peripherische Endapparate dem Centralnervensystem entgegensetzen, so ergibt sich daraus, dass eine solche Unterscheidung lediglich aus physiologischen Anschauungen hervorging, und dass wir auf Grund derselben den Opticus nicht weniger als den Olfactorius oder Acusticus als die vermittelnden Leiter oder als peripherische Nerven anzusehen haben, welche aber durch ihre Entwickelung jede Verwandtschaft mit

* Bei gewissen Wirbelthieren, z. B. den Plagiostomen, mag die Höhlung des Tractus olfactorius dafür zu sprechen scheinen, dass es ein Hirnauswuchs sei; wenn sich dies aber auch bewahrheiten sollte, so ist damit noch nicht gesagt, dass auch dem endständigen Bulbus dieselbe Bedeutung zukomme und er dadurch von der Homologie mit dem Geruchsnerven der Batrachier ausgeschlossen wäre.

allen eigentlich segmentalen Nerven entbehren. Dasselbe gilt von den Seitennerven. Da der vordere Seitennerv der Anurenlarven sich nachträglich mit dem Trigeminus verbinden kann, wesshalb ihn schon FISCHER als Zweig des letzteren beschrieb (Nr. 82 S. 59), so ist es nicht unwahrscheinlich, dass er in gewissen dorsalen Trigeminusästen namentlich der Teleostier Homologa findet (vgl. STANNIUS Nr. 80 I S. 155), welche alsdann vom übrigen Trigeminus principiell geschieden werden müssen. — Von segmentalen Nerven enthält der Vorderkopf den Trigeminus und die Augenmuskelnerven. Bei der Deutung dieser Nervengruppe schwankt GEGENBAUR allerdings hinsichtlich der Zahl der von ihr vertretenen Metameren; indem er ihr aber ausschliesslich den Charakter von Spinalnerven zuerkennt, bleibt die Ansicht, dass sie bloss einen Spinalnerv repräsentire, nicht viel weniger fehlerhaft als die Annahme zweier Spinalnerven, welcher GEGENBAUR übrigens den Vorzug zu geben scheint, da sie in der von ihm ausgeführten Tabelle allein zum Ausdruck kommt (Nr. 135 S. 293). Der Trigeminus und die Augenmuskelnerven der Batrachier entwickeln sich innerhalb der einen segmentalen Abtheilung des Kopfes allerdings aus zwei Anlagen, welche aber nicht gleichwerthig sind, sondern den zweierlei Theilen jedes ganzen Segments entsprechen. Sie verhalten sich folglich zu einander wie die Nerven der aus äusseren Segmenten sich entwickelnden Rumpfgliedmassen zu den mit ihnen verbundenen Spinalnervenstämmen: der N. nasalis mit den Augenmuskelnerven repräsentirt den durch die abweichenden Lagebeziehungen des ersten Kopfsegments in seinem Verlaufe veränderten und nachträglich zersplitterten Spinalnervenstamm, die zwei Kiefernerven sind aber die mit ihm verbundenen Homologa der Extremitätennerven. Die theilweise Zersplitterung und anderseits die Verbindung der beiden ursprünglichen Anlagen erfolgen erst im Laufe der individuellen Entwickelung; und da diese Umbildung selbst in so nahverwandten Kreisen wie die einzelnen Batrachiergruppen es sind, mannigfach wechselt (vgl. FISCHER Nr. 82), so kann aus den ähnlichen Abweichungen bei den übrigen Wirbelthieren ein Argument gegen die Gleichartigkeit der ersten Anlagen bei ihnen allen nicht entnommen werden.

Ganz ähnlich wie diese Nerven in der ersten segmentalen Kopfabtheilung verhält sich in der zweiten die Doppelanlage des Gesichts- und Gaumennerven, welche genetisch ebenso wenig zu einander wie mit dem Acusticus zusammengehören, wie es GEGENBAUR annimmt. Wenn er ferner die gesonderte Anlage des Acusticus und den Mangel eines Ganglions an diesem rein sensiblen Aste

dadurch erklärt findet, dass die Bildung der Spinalganglien wie die Verbindung der beiden Spinalnervenwurzeln lediglich aus sekundären Vorgängen resultiren (Nr. 135 S. 284), so muss ich diese bestimmte Behauptung, mag sie nun einer mir unbekannten embryologischen Quelle, oder, wie es wahrscheinlicher ist, einer allgemeinen Ueberlegung entnommen sein, als durchaus unzutreffend bezeichnen; denn der ganze Spinalnerv mit seinen beiden Wurzeln und seinen dorsalen Zweigen spinnt sich gerade von der ursprünglichen Anlage des Ganglions aus (S. 479. 485). Uebrigens habe ich meine Ansicht über den Acusticus als peripherischen Nerven bereits ausgesprochen. — Der N. glosso-pharyngeus und N. vagus enthalten überhaupt keine Elemente, welche mit Spinalnerven übereinstimmten; sie gehören bloss zwei äusseren Segmenten an. Damit fallen alle Versuche Gegenbaur's, in ihnen eine grössere Anzahl spinaler Nerven nachzuweisen, besonders da die zu demselben Zwecke herangezogene „Metamerenbildung" der Visceralbögen, wie ich gleich zeigen werde, auf eine solche Bezeichnung gar keinen Anspruch hat. Die Verzweigung und selbst vollständige Spaltung des Vagus kann aber dabei um so weniger von Belang sein, als das analoge Verhalten der Augenmuskelnerven Gegenbaur zu keiner solchen Auffassung provocirt hat. Dass der R. intestinalis und die Rr. laterales des Vagus ursprünglich weder zum letzten Nervenstamme des Kopfes noch überhaupt zu den segmentalen Bildungen gehören, wird aus meiner Beschreibung genügend erhellen. Den N. hypoglossus hält Gegenbaur für einen Theil des Vaguskomplexes (Nr. 134 S. 530. 531, Nr. 135 S. 269); wenn wir ihn aber nach seinem Wirkungsbereich überall zu den Fortsetzungen der ersten Rumpfsegmente (Mm. genio-hyoidei etc.) gehören sehen, und wenn er auch wie bei den Batrachiern thatsächlich aus einem Spinalnerven sich entwickelt, ihn nachträglich mit dem Vagus verbunden finden (vgl. Fischer Nr. 82 S. 63), so scheint mir die Annahme berechtigt, dass auch bei den höheren Wirbelthieren der N. hypoglossus ursprünglich aus dem ersten Spinalnerven hervorgehe und mit dem Vagus nur eine sekundäre Anastomose eingehe, welche in Folge eines überwiegenden Wachsthums das Aussehen des eigentlichen Nervenursprungs erwirbt. Für solche den genetischen Zusammenhang der Nervenursprünge verdeckende Umbildungen besitzen wir eine ganze Reihe von Analogien, z. B. an dem eben erwähnten Eingeweideast des Vagus, welcher fälschlich für den Stamm desselben gilt, dann am Armgeflecht, wo die eigentliche Fortsetzung der zugehörigen Spinalnervenwurzeln nicht gemäss der gewöhnlichen Auffassung in den Armnerven selbst, sondern in den schwachen Brustzweigen derselben zu suchen ist

(vgl. S. 487) u. s. w. Es würde alsdann die GEGENBAUR'sche Auffassung den anatomisch-physiologischen Verhältnissen der erwachsenen Thiere, die meinige dem genetischen Zusammenhange entsprechen.

In ganz ähnlicher Weise wie die Kopfnerven weder unter sich noch mit den Spinalnerven völlig übereinstimmen, unterscheiden sich die Visceralbögen von der Leibeswand des Rumpfes. Was zunächst ihre von GEGENBAUR behauptete Homologie mit den segmentalen Abtheilungen des Rumpfes betrifft, so muss ich hier noch einmal auf das eigenthümliche Verhältniss der Metamerenbildung in der Schlundwand zurückkommen. Die Metamerenbildung ist lange nicht in allen Theilen, an denen sie später erscheint, ein und derselbe Vorgang, sondern betrifft primär nur die dorsalen Segmente des mittleren Keimblattes. Der Satz, dass die Metamerenbildung der Schlundwand nothwendig den dorsalen Kopftheil in Mitleidenschaft gezogen haben müsse (Nr. 135 S. 257) beruht daher auf einer ganz irrigen Anschauung, indem die primäre Metamerenbildung des Kopfes ebenfalls nur von dessen dorsalen Segmenten abhängig ist. Die ursprünglichen Segmente übertragen nun ihre Eintheilung auf die übrigen Embryonalanlagen erst sekundär, durch sehr verschiedene Anpassung und in verschiedenen Perioden (S. 246). Ein Beispiel dafür sind die Wirbel, von deren Körpern immer je eine vordere und hintere Hälfte einem und demselben Segmente entsprechen, während von ihren an den Segmentgrenzen entstehenden Fortsätzen (Bögen, Rippen) eigentlich gar nicht gesagt werden kann, ob sie zum vorderen oder hinteren Segmente gehören. In anderen Fällen wird die ursprüngliche Metamerenbildung durch die Verschiebung gewisser segmentaler Systeme in den Bereich anderer geradezu verwischt. Das Vorrücken der vordersten ventralen Rumpfsegmente an die Bauchseite des Kopfes stört bereits die durchgehende segmentale Eintheilung desselben, da die betreffenden Muskeln (Mm. sterno-, genio-hyoidei) im Bereiche des Kopfes nur vom ersten Rumpfnerven (N. hypoglossus) versorgt werden, also höchstens zwei Segmente auf der ganzen dorsalwärts von den vier Kopfsegmenten beherrschten Strecke darstellen (vgl. S. 466). Eine noch intensivere Störung wird durch die Schlundfalten herbeigeführt. Ich habe ihre Entstehung dadurch wahrscheinlich zu machen gesucht, dass das bei der Abschnürung des Kopfes in denselben hineingezogene Darmblatt nur im dorsalen Theile die entsprechende ebene Ausdehnung erfährt, in den Seitenplatten aber bei der geringeren Ausdehnung der Unterlage zu Faltungen veranlasst wird, welche sich im allgemeinen den Segmenten anpassen (S. 222—225. 247. 262). Die drei ersten

Schlundfalten werden dabei durch die drei ersten lateralen Kopfsegmente und zwar durch deren an Masse anfangs noch überwiegenden dorsalen Theile bestimmt; dies ergibt sich daraus, dass die Anlagen jener Schlundfalten an der Decke der Schlundwand in unmittelbarer Anpassung an die bezeichneten Segmenttheile und weiter abwärts, wo die letzteren noch fehlen oder zunächst nur in dünnen Strängen vorhanden sind, dennoch in den gleichen Proportionen wie oben erscheinen (*Taf. VI Fig. 98—107, Taf. VII Fig. 121—126*). Da jedoch schon vor der Entwickelung der vierten Schlundfalte das vierte laterale Kopfsegment im Bereiche des Darmblattes sich zu einer breiten aber dünnen Platte ausgedehnt hat, welche an der Grenzeinschnürung des Kopfes unmerklich in die laterale Segmentschicht des Kopfes übergeht (*Fig. 123. 124*), so kann dieselbe die folgende Schlundfalte nicht mehr bestimmen, und diese wie die fünfte entstehen beide mitten im Bereich des vierten Kopfsegments unter anderen Formbedingungen als die drei ersten Falten. Diese Bedingungen setzen sich folgendermassen zusammen. Der Kopf wächst, wie ich es schon früher erwähnte, ungleichmässig hervor (S. 647). Während im Rumpfe die Ausdehnung der Segmente von den mächtigeren Stammtheilen abhängt, welche die dünnen Platten der lateralen Segmente mit sich ziehen, können im Kopfe die an Masse überwiegenden und von den Stammsegmenten völlig unabhängigen Aussensegmente über die Grenzen der letzteren hinaus sich ausbreiten. Die Veranlassung dazu findet insbesondere das 4. laterale Kopfsegment in der seine untere Hälfte enthaltenden und während der Faltenbildung sich ansehnlich ausdehnenden Schlundwand. So verschieben sich die hinteren Aussensegmente über den Bereich ihrer rudimentären Stammsegmente rückwärts, wogegen das 1. Stammsegment des Rumpfes keilförmig zwischen sie vorrückt (*Taf. VI, Taf. VII*). Während nun das Darmblatt vom 4. lateralen Kopfsegmente nicht weiter beeinflusst wird, schmiegt es sich jenem ersten Rumpfsegmente ebenso an wie allen übrigen (S. 247) und springt folglich an der eingezogenen vorderen und hinteren Segmentgrenze mit zwei queren Leisten vor, welche weiter abwärts die Bildung der beiden letzten Schlundfalten im Bereiche des vierten lateralen Kopfsegments bestimmen, obwohl sie nach ihrem Substrat und ihren Bildungsursachen dem Rumpfe angehören.* So ist es verständlich, dass die durch die beiden letzten Schlundfalten erzeugten drei Kiemenbögen nicht aus einer ein-

---

* Ich habe leider versäumt, jene Anpassung des Darmblattes an die Rumpfsegmente abzubilden, und kann daher dieselben nur am Axenstrange des Darmblattes demonstriren (Fig. 123).

fachen Metamerenbildung, sondern aus einem sehr komplicirten Vorgange resultiren, wobei eine sekundäre Segmentirung des Rumpfes in Folge nachträglicher Verschiebung das eigentliche letzte Metamer des Kopfes mehrfach spaltet; folglich können sie weder als Metameren des Kopfes noch überhaupt als primäre Metameren bezeichnet werden. Was aber für die zwei letzten Schlundfalten der Batrachier gilt, muss bei der sonstigen Uebereinstimmung offenbar auch für die drei letzten Schlundfalten der meisten Fische gelten, deren Zahl bekanntlich nur selten um eine oder zwei überschritten wird. — Das Ergebniss dieser Untersuchung lautet daher: der Unterkiefer-, Zungenbein- und erste Kiemenbogen sind die ventralen Abschnitte der drei ersten Metameren des Kopfes, die übrigen Kiemenbögen dagegen Spaltungsprodukte eines einzigen Metamers. Da sich dies natürlich auch auf die in den Bögen eingeschlossenen Nerven bezieht, so werden auch von dieser Seite her die betreffenden Vaguszweige genetisch einem einzigen Stamme zugewiesen. Schon dadurch ist eine völlige Homologie der ganzen Visceralbögen unter sich widerlegt, und es bliebe noch zu erwägen, wie weit sie bei Nichtberücksichtigung des Metamerencharakters die von Gegenbaur befürwortete gleichwerthige Zusammensetzung zeigen.

Für den Kiefer- und Zungenbeinbogen führt Gegenbaur zunächst den Nachweis, dass sie in den früheren Stammformen der Selachier ebenfalls vollständige Kiemen getragen hätten, und da die Gleichartigkeit der Funktion auf ein gleichartiges morphologisches Verhalten schliessen lasse, auch im Bau der Skelettheile einfache Kiemenbögen gewesen seien, welche nur durch spätere Anpassungen sich zu ihrer gegenwärtigen Gestalt entwickelt hätten (Nr. 135 S. 183—186. 205—211. 231. 236). Auch die Labialknorpel werden den kiementragenden Bögen gleichgestellt, obgleich dieselbe Funktion in zurückliegenden Bildungszuständen für sie nur wahrscheinlich gemacht, nicht bewiesen werden könne (S. 228—230). Ferner seien alle diese Bögen namentlich wegen ihrer Innervirung als zum Kopfe gehörig zu betrachten; und da ihre Skeletbögen, wenn auch wegen des Mangels der serösen Leibeshöhle im Kopfe den Rippen nicht vollständig homodynam, so doch im allgemeinen homolog erscheinen, so müsse für sie ein gleicher ursprünglicher Kontinuitätszusammenhang mit den zugehörigen Wirbelanlagen wie für die Rippen vorausgesetzt, d. h. alle Visceralskeletbögen als untere Bogenbildungen des vertebralen Schädeltheils aufgefasst werden (S. 252—257). — Gegenbaur stützt sich bei diesem Vergleiche auf die im besten Falle nur wahrscheinlich gemachte ana-

tomische Uebereinstimmung der fraglichen Theile; aber die anatomische Aehnlichkeit allein erlaubt nicht einmal auf die Gleichwerthigkeit der verschiedenen Abschnitte eines kontinuirlichen Theils, also noch viel weniger diskreter Theile mit aller Sicherheit zu schliessen. Oder ist nicht der Körper des Steissbeins der Anuren in seinem hinteren Abschnitte, welcher nur aus dem hypochordalen Knorpelstabe entsteht, wesentlich verschieden von dem kurzen, bogentragenden Vordertheile, dessen Knorpel die theilweise ebenfalls verknorpelnde Wirbelsaite einschliesst? Und wenn die unteren Bögen und die Rippen derselben oder verschiedener Thiere noch so ähnlich erscheinen, so ergibt sich doch ihre Ungleichwerthigkeit aus der Entwickelungsgeschichte mit voller Bestimmtheit (S. 392. 393. 425 u. flg). Ebenso gewiss ist aber auch die genetische Verschiedenheit der Visceralskeletbögen unter sich und im Vergleich mit unteren Wirbelbögen zunächst bei den Batrachiern und Knochenfischen und in Folge dessen sehr wahrscheinlich auch bei den übrigen Wirbelthieren, in erster Reihe bei den Selachiern. Die Visceralskeletbögen entsprechen den Schädelwirbeln weder in der Zahl, noch wachsen sie überhaupt aus denselben hervor, unterscheiden sich also in ihrer Entwickelung von den Rippen und unteren Wirbelbögen ganz wesentlich, wie sie denn auch zu ganz anderen Muskel- und Nervengruppen in Beziehung treten. Auch sind die Knorpelbögen der Kiemen (bei den Selachiern die inneren Kiemenbögen) als Erzeugnisse der Seitenplatte wohl den Zungenbeinknorpeln nicht aber den Knorpeln des Kieferbogens homolog, welche als Skelettheile eines gürtelförmig die inneren Körpertheile umwachsenden äusseren Segmentpaars ausschliesslich den Skeletgürteln der Rumpfgliedmassen an die Seite gestellt werden dürfen. Der Schwund der Seitenplatte im Unterkieferbogen kann dabei die Homologie ebenso wenig stören, als der Mangel der Rumpfhöhlenbildung innerhalb des Beckengürtels dessen Gleichwerthigkeit mit dem Brustgürtel aufhebt. Dagegen ist allerdings die Gesammtheit der aus den äusseren Segmenten jedes Kiemenbogens und des Zungenbeinbogens hervorgehenden Bildungen (Muskeln, Nerven, Kiemenstrahlen) mit der Masse einer Rumpfextremität ebenfalls vergleichbar, sodass eine solche nach der Sonderung der Einzeltheile vor jenen Organkomplexen eben nur den die Aussentheile tragenden Skeletbogen voraushätte, welcher in jenen Bögen des Kopfes durch einen genetisch verschiedenen Skelettheil ersetzt wird. Daher muss der Vergleich zwischen dem Kiemenbogen- und Gliedmassenskelet auf die Aussenglieder, die Kiemenstrahlen und die Flosse, beschränkt, alsdann aber auch auf eine wirkliche allgemeine Homologie bezogen werden, während

Gegenbaur bei der Erwähnung jener Vergleichung offenbar die ganzen Skeletkomplexe im Auge hatte und daher konsequenterweise bei der angeblichen Uebereinstimmung der inneren Kiemenbogenknorpel mit Rippen von einer Homologie jener ganzen Komplexe nicht reden konnte (Nr. 135 S. 181). Um so leichter lässt sich aber unter solchen Umständen der Kiemenstrahlen tragende Unterkieferbogen der Haie (Nr. 135 S. 203—207) mit deren ganzen Gliedmassen in Parallele bringen. — Am wenigsten glücklich ist Gegenbaur beim Vergleiche der Lippenknorpel der Haie mit den übrigen Visceralskeletbögen. Denn nach seiner Ansicht, welcher ich gern beitrete, sind sie den oberen Lippenknorpeln der Anurenlarven homolog (Nr. 89 S. 648), alsdann aber auch als kontinuirliche erst sehr spät abgegliederte Fortsetzungen des ersten dorsalen Kopfwirbelbogens von allen sogenannten Visceralskeletbögen grundsätzlich verschieden, wie ich sie denn genetisch in Gemeinschaft mit ihrem Wurzelstücke oder der Stammplatte nur knorpelig vorgebildeten Dornfortsätzen an die Seite zu setzen weiss.

Nach diesen mehr allgemeinen Betrachtungen will ich noch auf einige besondere Ergebnisse der vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Wirbelthierkopfes aufmerksam machen. Ich beginne mit dem Gesichtstheil des 1. Kopfwirbelbogens. Es ist bekannt, dass dieses Wirbelbogenpaar oder die von Rathke so genannten seitlichen Schädelbalken in sehr verschiedener Ausdehnung zur Verschmelzung kommen (Rathke Nr. 21 S. 8, Nr. 47 S. 133). Auf der niedersten Entwickelungsstufe aller Wirbelthiere umfassen sie die vordere Schädelbasis bis zu den Geruchsorganen mit einem länglichen Ringe, aus dessen vorderem Schlusse sie vereinigt hervortreten, um darauf nach beiden Seiten auseinanderzufahren; die gemeinsame Wurzel dieser vorderen Hörner oder die Stammplatte des Gesichts wird zum Boden des unpaaren Geruchsorgans oder wächst zur senkrechten Scheidewand der paarigen Nasenhöhlen aus. Bei den Cyklostomen und Batrachiern bleiben diese Lagebeziehungen durch das ganze Leben erhalten: die vom Wirbelringe umschriebene vordere Schädelbasis bildet stets in der ursprünglichen Gestalt und relativen Grösse das einzige Verbindungsglied zwischen der hinteren Schädelbasis und jenen Nasenskelettheilen. Die Teleostier zeigen noch nach der Enthüllung einen ähnlichen vorderen Wirbelring, wie ihn Rathke von einem jungen Natterembryo abbildet (Nr. 115 Taf. VII Fig. 12); erst später, also in einer sehr vorgerückten Bildungsperiode beginnen die beiden Wirbelbögen von der ursprünglichen Nasenscheidewand rückwärts fortschreitend sich zu nähern, um

endlich miteinander zu verschmelzen, und im Anschlusse an sie verwandeln sich die über ihnen liegenden orbitalen Schädelwände in ähnlicher Weise von unten und vorn aus in eine mediane Scheidewand, die Interorbitalwand, welche alsdann wie eine Fortsetzung der Nasenscheidewand erscheint. Diese Umbildung und insbesondere die Verschmelzung der Wirbelbögen geht bis an die Stelle, wo deren Wurzeln den Hirntrichter mit dem Hirnanhange umkreisen; diese Wurzelstücke bleiben getrennt, und da ich den M. rectus externus des Auges schon sehr frühe das Wurzelstück seiner Seite überschreiten und unter die hintere Schädelbasis vorrücken sehe, so ist es klar, dass die beiden Wirbelbogenwurzeln das sogenannte Sphenoideum superius oder Basisphenoid konstituiren und ferner den Umfang der Sattelgrube bleibend bezeichnen (Hallmann Nr. 140 S. 57, Stannius Nr. 80 I S. 61). In Folge dessen ist aber natürlich auch nur die Decke des Augenmuskelkanals als hintere Schädelbasis und das Parasphenoid der einen solchen Kanal besitzenden Fische nicht als Deckknochen der Bauchseite des Schädels anzusehen. Jenes scheinbare Vorrücken der Nasenscheidewand unter den verkümmernden vorderen Schädelraum, welches von dessen ursprünglicher Basis nur einen kleinen Rest vor der Sattellehne, die sogenannte Sattelgrube zurücklässt, ist nur denkbar bei einer zurückbleibenden Entwickelung des Vorderhirns, wodurch dasselbe aus dem früher eingenommenen Raume sich successiv zurückzieht; und diese Formbedingung der geschilderten Umbildung des Schädels zeigt sich bei allen Teleostiern in gleichem Masse, sodass, wo der in seiner Grösse ausserordentlich wechselnde Rest des vorderen Schädelraums am wenigsten reducirt erscheint (Cyprinoiden), er auch vom zurückgewichenen Vorderhirn am wenigsten ausgefüllt wird. Das wechselnde Mass der Konservirung des vorderen Schädelraums und der damit zusammenhängenden Ausbildung der Interorbitalwand hängt mithin von sekundären Ursachen ab, während der gesammte Rückbildungsprocess der vorderen Hirn- und Schädelhälfte in seinem wesentlichen Kausalzusammenhange allen Teleostiern gleicherweise gemeinsam zu sein scheint. Aehnlich verhalten sich die Reptilien und Vögel, unter denen sich bekanntlich bloss die Schlangen durch den Mangel einer Interorbitalwand und die Erhaltung des allerdings ausserordentlich komprimirten Wirbelrings auszeichnen (vgl. Rathke Nr. 115 S. 194, Taf. VII Fig. 17, Huxley Nr. 113 S. 203); da jedoch ihr Hirn keine grössere Entfaltung zeigt als bei den übrigen Reptilien und anderseits ihre orbitalen Schädelwände sich über den Wirbelbögen zu einer neuen vorderen Schädelbasis verbinden, so werden dieselben immerhin unzweifelhaft durch die gleichen

Ursachen aus ihren früheren Lagebeziehungen zum grössten Theile verdrängt und gewissermassen überflüssig, um nur noch in der den Hirntrichter mit der Hypophysis aufnehmenden Grube die ursprüngliche Lage und Funktion zu behalten. Ich will noch hinzufügen, dass ich bei der Forelle und wenn ich mich nicht täusche, auch beim Hühnchen eine Einschnürung des ursprünglichen Wirbelrings in seiner hinteren Hälfte erkannt habe, als frühzeitig angedeutete Grenze zwischen seinem unter der Interorbitalwand verschmelzenden vorderen und dem hinteren Abschnitte, welcher bei den mit einem Basisphenoid versehenen Teleostiern so gut wie bei den Reptilien und Vögeln den Umfang ihrer Sattelgrube bleibend bezeichnet. — Behält man jenes Verhältniss der Schlangen zu den übrigen Reptilien im Auge und überlegt ferner, dass, wie ich bei einem Vergleich meiner Präparate von jüngeren Acanthiasembryonen mit den Abbildungen Leydig's von solchen älteren Embryonen (Nr. 139 Taf. III Fig. 9) finde, bei den Selachiern der vordere Wirbelring sich ebenfalls von den Seiten zu einer relativ schmalen Platte zusammenzieht, und dass auch ihr darüber gebildeter vorderer Schädelraum vom zurückbleibenden Vorderhirn nicht ausgefüllt wird, so scheint es mir richtiger, sie mit Bezug auf die vordere Schädelbildung nicht einfach etwa den Batrachiern an die Seite zu setzen, sondern ihnen dieselbe Stellung zu den Teleostiern anzuweisen, welche die Schlangen zu den übrigen Reptilien einnehmen.

Die geschilderten Verhältnisse sind bei den Säugethieren noch nicht vergleichend festgestellt worden. Berücksichtigt man jedoch, dass ihre Sattelgrube ganz allgemein mit dem gleichnamigen Theile der übrigen Wirbelthiere verglichen und ihr Praesphenoid, welches das Ende der medianen Scheidewand des Gesichts nebst den oft beträchtlichen hintersten Abschnitten der Nasenhöhlen enthält, im ganzen vom Primordialkranium abgeleitet wird (Gegenbaur Nr. 89 S. 658), so ergibt sich daraus unausgesprochen aber konsequenterweise die Auffassung, dass auch bei den Säugethieren der vorderste Theil ihres primordialen Schädelgrundes sich abwärts in eine senkrechte Scheidewand verwandele, welche als hintere Fortsetzung der knorpeligen Nasenscheidewand den Charakter einer Interorbitalwand, welcher sie homolog wäre, nur dadurch verlöre, dass zu ihren beiden Seiten sich die Nasenhöhlen in die ursprüngliche Schädelbasis hineinzögen. Wie ungenügend Nasenscheidewand und Interorbitalwand auseinandergehalten werden, erhellt übrigens auch daraus, dass Huxley die Interorbitalwand der Vögel als hinter der eigentlichen Nasenscheidewand liegendes Ethmoideum bezeichnet (Nr. 113 S. 242). Dagegen muss ich in Bestätigung der Dursy'schen Untersuchungen (Nr. 136 S. 97. 142.

143. 191) bemerken, dass das Septum und die seitlichen Höhlen des Praesphenoids schon in den ursprünglich bis an den vorderen Boden der Sattelgrube reichenden Anlagen der Nasenscheidewand und der Nasenhöhlen vorgebildet sind, und zwar so, dass nur das knorpelige Septum in den Schädelgrund kontinuirlich übergeht, die untern Seitentheile des späteren Praesphenoids aber frei daneben liegen (Dursy a. a. O. Taf. VII Fig. 14. 15). Es wird folglich kein Theil des primordialen vorderen Schädelgrundes der Säugethiere in der Weise wie bei den Vögeln, Reptilien und Teleostiern umgewandelt, derselbe vielmehr zwischen der Sattellehne und der Wurzel des Keilbeinseptums, nicht aber im ganzen Praesphenoid, in seinem ursprünglichen Bestande unverändert erhalten; wie denn auch über diesem Theil der anatomischen Schädelbasis der Wirbelthiere die ganze Basis des Vorderhirns vom Hirnanhange bis zum Ursprunge des Balkens liegt. Es folgt also die Entwickelung der Schädelbasis der Säugethiere lediglich dem durch die Batrachier repräsentirten Typus, und nur aus ihrer relativen Verkürzung könnte man vielleicht den Schluss ziehen wollen, dass sie eine gewisse Rückbildung anzeige. Darin passt sie sich aber vollständig dem Vorderhirn an, dessen an der Basis allerdings zurückbleibendes Wachsthum durch die Entfaltung der Gewölbetheile mehr als aufgewogen wird; und indem dieselbe die temporalen und orbitalen Schädelwände nebst ihrem vorderen Schlusse theilweise horizontal nach aussen umlegt, veranlasst sie nicht nur eine entsprechende stärkere Entwickelung dieser, sondern namentlich der Schädeldachtheile, sodass die vordere Schädelhälfte der Säugethiere in ihrer Gesammtentwickelung diejenige der ihr morphologisch am nächsten stehenden Wirbelthiere weit überholt. Als Begleiterscheinung eines fundamentaleren Vorgangs, eben der Hirnentwickelung, bekundet auch die Schädelbildung in denselben Beziehungen, welche uns bei den Cyklostomen und Batrachiern einen relativen Stillstand, bei den Selachiern, Teleostiern, Reptilien und Vögeln einen allmählichen Rückschritt der Entwickelung anzeigen, bei den Säugethieren im allgemeinen einen entschiedenen Fortschritt.

Aus dem vorderen Schlusse des ersten Wirbelbogenrings geht bei allen Wirbelthieren die Stammplatte hervor. Bei den Monorrhina entwickelt sie sich natürlich nur zum Skeletboden des unpaaren Nasenorgans (Rathke Nr. 21 S. 22. 23)*; bei den Amphirrhina verwandelt sie sich vorherrschend in die

* Der Umstand, dass Langerhans den betreffenden Fortsatz des Ringschlusses bei Ammocoetes nicht erwähnt (Nr. 138 S. 33), erklärt sich vielleicht auf dieselbe Weise wie die Thatsache, dass der umsichtige Rathke bei der ersten Untersuchung von Ammocoetes zum

Nasenscheidewand, was aber die gleichzeitige Entwickelung eines Nasenhöhlenbodens aus derselben Grundlage nicht ausschliesst (Batrachier, Reptilien). Indem man den unteren Rand der Nasenscheidewand und, wo eine Interorbitalwand vorkommt, auch diese als eine Art Fortsetzung der Schädelbasis betrachtet, werden die Biegungen ihres Gesammtverlaufs mit der embryonalen Kopfbeuge in Zusammenhang gebracht. Da man jedoch die letztere meist nach den weiter entwickelten Zuständen in ganz unzutreffender Weise bestimmte, wurde vollkommen übersehen, dass wenn auch die spätere Schädelbasis ganz eben ausläuft, die Erfolge der embryonalen Kopfbeuge an ihr nicht weniger als am Hirn erhalten bleiben (S. 303). Die Biegung der Schädelwirbelröhre ergibt sich überall aus dem Winkel, den der vordere Wirbelring mit dem occipitalen bildet. Dabei darf natürlich nur die ursprüngliche vordere Schädelbasis, also wohl auch der untere Rand einer Interorbitalwand zur Bestimmung des vorderen Winkelschenkels dienen, nicht aber gleicherweise die Nasenscheidewand, deren unterer Rand oft nicht in der Ebene jener Schädelbasis fortläuft. — Die Entwickelung und Umbildung der vorderen Hörner der Stammplatte des Gesichts habe ich an den Batrachiern eingehend geschildert (S. 649. 658). Noch viel entschiedener als bei diesen tritt die Unabhängigkeit des Maxillare von jenen knorpeligen Hörnern bei den Teleostiern hervor, bei denen der genannte Knochen weit hinter jenen Enden der Stammplatte entsteht und erst nachträglich mit seinem vorderen Ende deren Spitzen erreicht. Ob die Praemaxillaria der Knochenfische sich zu den bezeichneten Knorpeln ebenso verhalten wie bei den Batrachiern oder ihnen nur aufliegen, weiss ich nicht. Gegenbaur hält nach dem Vorgange von Dugès die Maxillaria und Praemaxillaria der Batrachier für Deckknochen ihrer embryonalen oberen Lippen- oder Schnauzenknorpel oder der von mir sogenannten Oberkieferknorpel (Nr. 89 S. 648); und indem er ferner die letzteren in den Labialknorpeln der Selachier wiedererkennt, erklärt er die genannten Kieferknochen der übrigen Wirbelthiere gleichfalls für ursprüngliche Deckstücke von Labialknorpeln, welche nach ihrer Rückbildung die ersteren allein hätten forterben lassen (Nr. 135 S. 222. 223. 227). Nach meinen Beobachtungen passt aber diese Auffassung für die Batrachier und wenigstens zum Theil auch für die Knochenfische nicht; am wenigsten kann ich mich aber der Behauptung anschliessen, dass ein Deck-

---

Erstaunen J. Mueller's gerade die härtesten Theile, eben den ersten Wirbelring oder die Gaumenleisten Mueller's nicht gefunden hat. Es liegt nämlich jetzt die Vermuthung nahe, dass den genannten Forschern verschiedene Altersstufen jener Larve vorlagen.

stück auch ohne seine knorpelige Unterlage vererbt werden könne. Entweder fehlt ein genetischer Zusammenhang solcher Bildungen; dann ist natürlich die einseitige Vererbung des Deckknochens möglich, aber zugleich jede morphologische Beziehung desselben zur früheren Unterlage auszuschliessen. Oder jener Zusammenhang besteht in der Weise, dass der Knorpel die Bildung des Deckknochens veranlasst; dann kann nach dem Wegfall des ersteren als der nothwendigen Formbedingung der Knochenbildung die letztere allein nicht identisch vererbt werden. An die Stelle der Doppelbildung mag freilich eine einfache Knochenbildung treten; sie ist aber alsdann der früheren nicht homolog; es sei denn, dass man die Homologie nach dem anatomisch-physiologischen und nicht nach dem genetischen Verhalten beurtheilt. Ersteres kann uns aber zunächst nur über die Analogie Auskunft geben, weil auch die genetisch disparatesten Theile endlich zu grosser Aehnlichkeit sich umbilden können. Daher sollte nach meiner Ansicht die morphologische Gleichwerthigkeit lediglich aus der Entwickelungsgeschichte begründet, in letzter Instanz nur aus der Gleichartigkeit der Bildungsursachen abgeleitet werden. Wenn wir also die bisherigen identischen Bezeichnungen für die Randtheile des knöchernen Oberkiefers beibehalten wollen, so dürfen wir damit den Begriff ihrer Homologie nicht verbinden.

Einen sehr guten Beleg für diese meine Ansicht liefert uns die vergleichende Betrachtung des Kiefersuspensoriums der Wirbelthiere. Ich habe damit jenes primordiale Skeletstück der Batrachierlarven bezeichnet, welches in der oberen Hälfte des Unterkieferbogens gelegen, zuerst mit seinem oberen Ende gerade einwärts, dann durch einen Ast vor- und aufwärts sich mit der Schädelbasis verbindet (Schläfenflügel, Flügelgaumenbogen), am unteren Ende aber die betreffende Unterkieferhälfte trägt. Bei den Cyklostomen behält es diese primitiven Beziehungen zum Schädel und den kontinuirlichen Zusammenhang seiner Theile. Im weiteren Entwickelungsverlaufe der Batrachier sondert es sich in zwei Stücke, indem das mediale Schädelende sich vom äusseren Theile vollständig ablöst und als Schläfenflügelknorpel in den Zusammenhang der seitlichen Schädelwand eingeht, während das frei gewordene obere Ende des Aussentheils alsbald weiter rückwärts mit der Ohrkapsel verschmilzt. Diese erste Theilung des primitiven Kiefersuspensoriums habe ich bei den Teleostiern und Reptilien, denen sich wohl die Vögel und Säuger anschliessen lassen, wiedererkannt; und wenn wir das Quadrato-Palatum der scheinbar niedersten Haie in einer Gelenkverbindung mit dem oberen Theile

der Ohrkapsel antreffen (Gegenbaur Nr. 135 S. 53), so dürfte auch für diese die Annahme eines in die Schädelbasis aufgenommenen Homologons eines Schläfenflügelknorpels nicht unwahrscheinlich sein. An dem abgesonderten Aussentheile des primitiven Kiefersuspensoriums lassen sich bei den Batrachiern zwei Theile unterscheiden, der eigentliche Träger des Unterkiefers und Zungenbeins oder das Quadratum und der von diesem nach vorn aufsteigende und es offenbar stützende Flügelgaumenbogen. Ihre knorpeligen Grundlagen bleiben im kontinuirlichen Zusammenhange, lassen aber durch die völlig getrennten knöchernen Auflagerungen bereits eine Neigung zum weiteren Zerfall erkennen. Ganz besondere Beachtung verdient aber der Umstand, dass die Wurzel des Flügelgaumenbogens nach der festeren Verbindung des Quadratum mit dem Schädel sich spaltet und der mediale Ast mit seinem Ende weiter gegen die Schädelbasis vorrückt. Da bei allen Teleostiern an der Stelle, wo das Quadratum und der Flügelgaumenbogen der Batrachier liegen, eine Reihe diskreter Knochen sich vorfinden, von denen keiner die Merkmale eines jener ersteren Skeletstücke ganz vereinigt, so hat sich der anatomische Scharfsinn in sehr verschiedenen Deutungen derselben versucht. Da ich mit den älteren ebenso wenig übereinstimmen kann wie mit der neueren, werde ich nur die letzteren als die gegenwärtig massgebenden berücksichtigen. Nach Huxley und Gegenbaur hat man in dem ganzen vom Schädel zum Ober- und Unterkiefer absteigenden Skeletkomplex Theile des Kiefer- und Zungenbeinbogens zu scheiden; zum ersteren gehören das Quadratum mit dem Flügelgaumenbogen (Ekto-, Meta-, Entopterygoid und Palatinum), zum Zungenbeinbogen das Hyomandibulare mit dem Symplecticum (Nr. 113 S. 133, Nr. 89 S. 643). Die Entwickelungsgeschichte dieser Knochen lehrt nun Folgendes. Ihre knorpeligen Grundlagen bestehen in zwei länglichen, anfangs ausserordentlich geneigt verlaufenden sagittalen Knorpelplatten, einer grösseren hinteren, welche mit dem breiten Haupttheile an der Ohrkapsel hängt und vor- und abwärts in einen stielförmigen Fortsatz ausläuft, und einer kleineren länglich-ovalen Platte, welche sich dem Vorderrande der ersteren eng anschmiegt. Das grössere Knorpelstück stellt das Hyomandibulare mit dem Symplecticum, das andere die Grundlage des Quadratum und Metapterygoids und später, nachdem es vorwärts gegen die Schädelbasis mit einem schmäleren Fortsatze ausgewachsen ist, in diesem die übrigen Stücke des Flügelgaumenbogens dar. Die spätere Sonderung dieser einfachen Grundlagen wird theils durch getrennte innere Verknöcherungen, theils durch die Entwickelung getrennter Deckknochen herbeigeführt. Sowie das

auf- und rückwärts überwiegende Hyomandibulare die Verbindung mit dem Schädel besorgt, trägt das vor- und abwärts über das Symplecticum vorragende Ende der vorderen Platte oder das künftige Quadratum den Unterkiefer; das breite Zungenbeinhorn ist durch einen kurzen dünnen Stiel an dem Hinterrande der grösseren Platte an der Grenze zwischen Symplecticum und Hyomandibulare befestigt, von diesen aber immer deutlich gesondert. Die erste Schlundfalte, welche die Verbindung mit der Oberhaut sehr frühe aufgibt und sich etwas einwärts zurückzieht, liegt, wie ich es am besten an successiven Frontaldurchschnitten feststellen konnte, zwischen dem Zungenbeinhorn einerseits und dem Unterkiefer und Symplecticum anderseits und verstreicht nach innen vom Zungenbeinstiele. Dadurch ist einmal erwiesen, dass das Hyomandibulare mit dem Symplecticum gleichfalls im Unterkieferbogen entstehen und nach ihren Lagebeziehungen eben nur zu der als Kiefersuspensorium thatsächlich fungirenden vorderen Platte gehören können. Vergleicht man nun diesen ganzen Aufhängeapparat der Teleostier mit demjenigen der Batrachier (*vgl. Taf. XVI Fig. 294—296. 300—302, Taf. XIX Fig. 343*), so ergibt sich als einziger wesentlicher Unterschied die ursprüngliche oder vielleicht nur sehr frühe Trennung des ersteren in die zwei beschriebenen Hälften. Da nun die Sonderung des ganzen primitiven Suspensoriums in getrennte Stücke (Schläfenflügelknorpel, Quadratum) schon bei den Batrachiern beginnt, so kann ein weiterer Fortschritt dieser Erscheinung bei den Teleostiern die Vergleichung im allgemeinen nicht beeinträchtigen. Ich sehe daher im Hyomandibulare und Symplecticum das Quadratum der Batrachier, in der Grundlage des Quadratum der Teleostier und ihres Ektopterygoids einerseits, und des Meta- und Entopterygoids anderseits die beiden Wurzeläste des Flügelgaumenbogens der Batrachier. Allerdings könnte der Uebergang des Unterkiefergelenks von der ihm nach der eben ausgeführten Vergleichung zukommenden Stelle, also dem Symplecticum, auf den äusseren Wurzelast des Pterygoids (Quadratum aut.) die Ansicht vertheidigen lassen, dass der ursprüngliche Gelenkfortsatz des Kiefersuspensoriums sich vom unteren Theile desselben abgelöst und mit dem Pterygoid verbunden hätte; da aber nicht nur allgemeine Gründe, wie die oft nachweisbare Uebertragung eines Gelenks auf benachbarte Theile und der Umstand, dass das Symplecticum anfangs den Unterkiefer ebenfalls erreicht, sondern auch der direkte Nachweis einer Antheilnahme des Pterygoids an der Bildung des Unterkiefergelenks bei einem Amphibium, dem Cryptobranchus (vgl. Hyrtl Nr. 141 § 15 Taf. I Fig. 1), für die erste Auffassung sprechen, so gebe ich ihr den Vorzug. Da der

Zungenbeinbogen der Teleostier in seiner dorsalen Hälfte anfangs so wie bei den Batrachiern ohne Skeletttheile bleibt, und auch die erste Schlundfalte nicht so hoch hinaufreicht, so verwachsen seine Weichtheile dort mit dem davor liegenden Kieferbogen und zwar, weil in demselben die Nerven und Muskeln ebenfalls vorn und aussen, die Skelettheile hinten und innen liegen, mit dem sogenannten Hyomandibulare. Indem nun die in ziemlicher Breite miteinander verschmolzenen dorsalen Hälften beider Bögen eine rückwärts von der zweiten Schlundfalte begrenzte Platte bilden, welche sich mit dem ganzen Kiemenapparate aus der ursprünglichen queren Lage schräg nach hinten und beinahe ganz sagittal umlegt, so wird in ihr zuletzt das Hyomandibulare nach aussen von seinen Muskeln, nach innen von den dünnen Weichtheilen des Zungenbeinbogens bedeckt, wesshalb auch der N. facialis als der zu diesem Bogen gehörige Nervenstamm nach seinem Austritt aus dem Schädel an der medialen Seite des Hyomandibulare abwärts verläuft und wo er dessen schrägen Hinterrand überschreitet, erst ganz allmählich von demselben umwachsen wird. Aus demselben Grunde wurzelt die Kieme des Zungenbeinbogens anfangs scheinbar an der Innenseite des Kieferbogens, an der Grenze des Hyomandibulare und der Grundlage des Metapterygoids; der als Kiemendeckel frei hervorwachsende Hinterrand des Zungenbeinbogens endlich muss als eine Fortsetzung des Hinterrandes vom Kieferbogen erscheinen, und kann in Folge dessen das Kiemendeckelskelet sich dem Hyomandibulare und Symplecticum rückwärts unmittelbar anschliessen. Wenn man sich über diese Verschiebungen an Batrachierembryonen orientirt (*Taf. XVI Fig. 300—302, Taf. XVII Fig. 307. 308, Taf. XVIII Fig. 326, Taf. XIX Fig. 343*), so lässt sich dadurch jedem Einwurfe begegnen, der sich bei einer Ausdehnung des oben vorgenommenen Vergleichs auf die Selachier erheben könnte. Gehen wir dabei von den Notidaniden aus (vgl. Gegenbaur Nr. 135) und denken uns bei ihnen so wie es bei den Teleostiern geschieht, die Erzeugnisse der ersten Schlundfalte oder das Spritzloch atrophirt, die Skeletbogentheile des Zungenbeinbogens auf die ventrale Hälfte desselben beschränkt, so würde das Quadratum genannte dorsale Skeletstück des Kieferbogens, welches an der Labyrinthregion des Schädels artikulirt, vorwärts in den Flügelgaumenbogen kontinuirlich übergeht und den Unterkiefer trägt, scheinbar auch die Kieme des Zungenbeinbogens tragen, und der Facialis, welcher eigentlich hinter dem Spritzloch liegt (Nr. 134 S. 514), in seinem ganzen Verlaufe jenem Quadratum angeschmiegt sein; kurz, unter Berücksichtigung sekundärer Erscheinungen, wozu auch die Abgliederung des

Flügelgaumenbogens und die Verschiebung des Unterkiefergelenks gehören, stimmt das Quadratum der Notidaniden sowohl mit demjenigen der Batrachier wie auch mit dem Hyomandibulare der Teleostier überein. Und da GEGENBAUR die abweichenden Verhältnisse des Kiefer- und Zungenbeinskelets der übrigen Haie und der Rochen mit jenem der Notidaniden in Einklang gebracht hat, so gilt jener Vergleich auch für diese Plagiostomen, und kann daraus, dass bei ihnen der dorsale Skelettheil des Zungenbeinbogens oder des Hyomandibulare theilweise in die Funktion des zurückgebildeten und vom Schädel abgelösten Quadratum tritt und diese Theile dadurch den bisher ebenso genannten Skeletstücken der Knochenfische äusserlich sehr ähnlich werden, ein anatomischer Beweis für deren Homologie im Sinne HUXLEY's und GEGENBAUR's (vgl. Nr. 135 S. 174) jetzt nicht mehr geschöpft, sondern müssen im Gegentheil alle Selachier in der gedachten Beziehung den Teleostiern um so weniger ähnlich erklärt werden, je weiter sie sich in der Organisation ihres Kieferapparates von den Notidaniden entfernen. Es darf daher das Hyomandibulare der Teleostier seinen Namen nicht gemeinsam mit dem gleichbenannten Stücke der Haie und Rochen führen, welches als oberes Skeletstück des Zungenbeinbogens bei den Teleostiern entweder gar nicht vorkommt oder sein Homologon allenfalls nur in dem kurzen Zungenbeinstiel findet.

Ueber die erste Entwickelung des Kiefersuspensoriums der Amnioten geben uns zunächst nur die Beobachtungen RATHKE's an der Natter einige Aufklärung. Ihr Suspensorium besteht aus einem kurzen Stiele, welcher zwischen Auge und Ohr mit der Schädelbasis zusammenhängt, und zwei davon ausgehenden Bögen, wovon der eine als Flügelgaumenbogen im Oberkieferfortsatze, der andere als MECKEL'scher Knorpel im Unterkieferwulste liegt (Nr. 115 S. 77. 78). An der gemeinsamen Wurzel dieser Bögen wächst der Quadratbeinknorpel hervor, und gliedert sich darauf von ihnen ab; alsdann verkümmert auch der erstgenannte Stiel, löst sich von der Schädelbasis ab und wird in Folge der Verschiebung des Quadratbeins nach hinten zu dem rückwärts vorspringenden Ende des MECKEL'schen Knorpels, mit welchem der Flügelgaumenbogen in Verbindung bleibt (Nr. 115 S. 126. 127). Beim Vergleiche mit den Batrachiern wird man den ursprünglichen Kieferstiel der Natter mit dem primitiven Schläfenflügelknorpel jener Thiere und ebenso die beiderlei Quadrata für Homologa erklären. Da ich nun bei etwas älteren Embryonen an der Stelle jenes Kieferstiels ein Knorpelstück finde, welches in allen Lagebeziehungen mit dem bezeichneten Schläfenflügelknorpel überein-

stimmt, so kann die Erklärung ihrer Identität um so eher gebilligt werden, als RATHKE's Deutung die bezügliche Entwickelung der Natter ausser alle Beziehung zu den übrigen Wirbelthieren brächte, während meine Auffassung ihre vollständige Uebereinstimmung auch in diesem Punkte befürwortet. Auch das von RATHKE angenommene Hervorwachsen des knorpeligen Zungenbeinbogens aus der Schädelbasis kann ich auf Grund meiner Erfahrungen an Batrachiern und Fischen mit grosser Wahrscheinlichkeit für einen Irrthum erklären. Wenn das Gehörknöchelchen der Reptilien wirklich als oberster Abschnitt des Zungenbeinhorns (Nr. 115 S. 78. 128), also wohl auch dem Zungenbeinstiele der Teleostier und dem Gelenkkopf des Zungenbeinhorns der Batrachier homolog zu betrachten ist, so stimmt seine frühzeitige, auch von mir gesehene Anschmiegung an das Quadratum mit der Suspension jener andern Theile gut überein. Bei den Batrachiern, Teleostiern und Reptilien finden wir also gleicherweise ein primitives Kiefersuspensorium, welches drei Abschnitte unterscheiden lässt: 1. einen medialen, mit der Schädelbasis stets an der gleichen Stelle (Wurzel des vorderen Wirbelrings, hinterer Keilbeinkörper) verwachsenen Stiel, welcher allmählich zum Schläfenflügel auswächst; 2. eine äussere längliche Platte, welche sich von jenem Stiel früher oder später ablöst und als Quadratum der Ohrkapsel angelagert oder mit ihr verwachsen den ursprünglichen Träger des Unterkiefers und des Zungenbeins darstellt, um später bald die eine, bald die andere Verbindung aufzugeben; 3. den im Anschlusse an das Quadratum entstehenden Flügelgaumenbogen, dessen Wurzel sich am Unterkiefergelenke betheiligen oder es ganz übernehmen kann. Hinsichtlich ihres späteren Verhaltens zeigt aber dieselbe nicht unbedeutende Verschiedenheiten. Ihre einfache Verbindung mit dem unteren Ende des Quadratum scheint von der ursprünglichen, vorwärts absteigenden Richtung des letzteren abhängig zu sein; wenigstens besteht sie nur bei den Neunaugen und den Anurenlarven. In dem Masse als sich das Quadratum steiler stellt, verbreitert sich die Wurzel des Pterygoids und beginnt eine Spaltung desselben in zwei Schenkel oder Aeste; und zwar zeigen die Batrachier bereits die Vorbilder für die betreffenden Umbildungen aller übrigen Wirbelthiere. An den schon erwähnten jungen Embryonen von Anguis finde ich die Verbindung des Pterygoids mit der Schädelbasis bereits in der bekannten Form des erwachsenen Thieres: es ist mit einem stumpfen, noch sehr lange knorpelig bleibenden Höcker einem beilförmigen Fortsatze der Schädelbasis angelagert. Man braucht daher nur die Abbildung ECKER's vom Pterygoid des Frosches (Nr. 90 S. 37) mit dem Flügel-

bein der Eidechsen zu vergleichen, um in dem beschriebenen medialen Gelenkhöcker des letzteren den medialen Wurzelast des ersteren wiederzuerkennen, wie denn schon Dugès einen ähnlichen, nur wie es scheint auf die Knochen beschränkten Vergleich anführt (Nr. 13 S. 25). Bei den Embryonen von Coronella laevis vermisse ich die genannte Verbindung; nach dem anatomischen Verhalten der meisten Reptilien und Vögel muss sie aber als die Regel betrachtet werden. Sowie also die Anuren durch ihr schlankes und deutlich gespaltenes Pterygoid zu den Reptilien und Vögeln hinüberführen, weisen uns die Urodelen mit ihrem breiten, ungespaltenen Flügelbein auf die übrigen Wirbelthiere. Den Salamandrinen und dem Axolotl z. B., deren Flügelbein wesentlich am Quadratum entspringt und über dessen mediale Grenze hinaus den Schläfenflügel nicht erreicht (vgl. Nr. 39 Taf. IV, Nr. 133), entsprechen im allgemeinen die Teleostier, bei denen nur der spätere Zerfall der einheitlichen Anlagen in mehre Stücke störend eingreift; Cryptobranchus endlich, dessen Flügelbein unter dem Schläfenflügel bis vor denselben sich der Schädelbasis anschliesst (Nr. 141 Taf. I) macht es uns verständlich, wie bei einer Rückbildung und Ablösung des Quadratum von Pterygoid, wie es bei den Säugern eintritt, dieses unter der Sattelgrube befestigt erscheinen kann, ohne dass man komplicirte Lagenveränderungen anzunehmen brauchte. Dass auch die Haie sich hinsichtlich dieser Anpassungen des Pterygoids von den übrigen Wirbelthieren nicht ausschliessen, lehren uns die Untersuchungen Gegenbaur's über die Palato-Basal-Verbindung jener Thiere (Nr. 135 S. 63).

Den Kiemenapparat sehe ich bei den Selachiern, Teleostiern und Urodelen in gleicher Weise entstehen und sich entwickeln. Es verdient nur bemerkt zu werden, dass, sowie die Kiemenstrahlen dem Operculum homolog sind (Gegenbaur Nr. 89 S. 667), die namentlich bei den Selachiern weit entwickelten Kiemenscheidewände lauter Kiemendeckel darstellen, welche den Urodelen schon wegen der ausschliesslichen Anwesenheit dorsaler Aussenkiemen auf den oberen Enden der Kiemenbögen fehlen. Die Selachier besitzen also die am meisten differenzirten Aussenkiemen. Der Kiemenapparat der Anurenlarven zerfällt dagegen in zwei durchaus verschiedene Abtheilungen, von denen nur die äussere, d. h. die Knorpelbögen mit den Aussenkiemen, Muskeln und Nerven dem Kiemenapparate der genannten Thiere gleichwerthig sind; die inneren Kiemen entwickeln sich ganz abweichend von jenen aus der Oberhaut hervorwuchernden Aussenkiemen am Darmblatte, welches die einwärts erweiterten Kiemenspalten überzieht, und finden ihre Homologa wahr-

scheinlich nur in den Kiemensäcken der Cyklostomen, welche alsdann mit den Kiementaschen der Selachier nicht vergleichbar wären. Da diese Ansicht sich zunächst noch nicht direkt beweisen lässt*, will ich sie durch die Darstellung dessen, was aus der Ontogenie für die phylogenetische Entwickelungsgeschichte des Wirbelthierkopfes geschlossen werden könnte, zu unterstützen suchen. Wenn ich dabei zu ganz anderen Resultaten gelange als GEGENBAUR, dessen Untersuchungen ganz vorherrschend den Nachweis des phylogenetischen Zusammenhangs der verschiedenen Wirbelthierformen zum Ziel haben, so liegt dies weniger an den einzelnen Schlussfolgerungen und Beweisen als in den verschiedenen Voraussetzungen und Ausgangspunkten unserer Arbeiten.

Aus der vergleichenden Anatomie der Selachier glaubt GEGENBAUR schliessen zu können, dass deren Kopf ursprünglich dem Rumpfe wesentlich gleich aus morphologisch übereinstimmenden Metameren gebildet gewesen sei, in welchen diskrete obere Wirbelbögen von der Wirbelsaite ausgehend das Centralnervensystem und ähnliche untere Bögen den ventralen Eingeweideraum umschlossen; ebenso habe jedes Metamer des Kopfes einen Nerv enthalten, welcher den Spinalnerven in jeder Beziehung gleich war. Ein Unterschied beider Körperabschnitte hätte nur insofern bestanden, als im Kopfe zwischen den unteren Bögen Spalten vom Darm nach aussen durchbrachen, deren Wände ein respiratorisches Gefässnetz trugen, während die unteren Bögen des Rumpfes in die kontinuirliche Leibeswand eingeschlossen waren. Ein solcher Zustand stände demjenigen von Amphioxus am nächsten, indem dieses Thier in seinen Metameren die diskreten Elemente der Wirbel durch den ganzen Körper hindurch, im vorderen Abschnitte aber jene einfachste Form des Kiemenapparats darstelle, welcher Abschnitt somit auch in Abwesenheit eines kontinuirlichen Kraniums zuallererst den Kopf bezeichne. Die Umwandlung der Acrania in Craniota (Haie) gehe von einer Differenzirung des Kiemenapparats aus, welcher in seinen hinteren Abschnitten reducirt, vorn mannigfaltig umgebildet werde. Von den zwei vordersten Visceralbögen (Lippenknorpel) abgesehen, deren ehemalige Kiemenbogennatur zweifelhaft erscheine, verwandle sich der dritte in den Kieferbogen und verliere alsdann die zugehörige Kieme bis auf geringe

* Aus M. SCHULTZE's Untersuchungen geht allerdings hervor, dass die äusseren Kiemenspalten der Neunaugenembryonen ohne die Dazwischenkunft von lateralwärts hervorwuchernden Scheidewänden sich in die bleibenden äusseren Kiemenöffnungen verwandeln; doch hat er die Frage, ob die Kiemenhöhlen von der Oberhaut oder dem Darmblatte ausgekleidet würden, unentschieden gelassen (Nr. 92 S. 24. 25).

Reste (Spritzlochkieme); geringer sei die Veränderung des folgenden Bogens (Zungenbeinbogen). Die übrigen Visceralbögen (Kiemenbögen) lösten sich in Folge der gesteigerten Ansprüche an ihre Bewegungsfähigkeit vom dorsalen Kopftheile ab, welcher vor allem dadurch den Anstoss zur Konkrescenz seiner diskreten Wirbelelemente zu einem kontinuirlichen Kranium erhält. Der Zustand der zugehörigen, zum Theil gleichfalls miteinander verschmolzenen Nerven scheine dafür zu sprechen, dass auch die ursprünglich zu den verloren gegangenen hinteren Kiemenbögen gehörenden Wirbelelemente in das kontinuirliche Primordialkranium aufgegangen seien. Die weitere Entwickelung desselben werde durch den nachträglich hervorwachsenden prävertebralen Abschnitt sowie durch den Einfluss des Hirns und der Sinnesorgane herbeigeführt. — Als Hauptergebniss der Gegenbaur'schen Untersuchung darf also hingestellt werden, dass der Kopf der Craniota aus dem kiementragenden vorderen Rumpftheile einer dem Amphioxus sehr nahe stehenden Stammform durch Zusammenziehung und Differenzirung vieler ursprünglich gleichartiger Metameren und zwar in Folge der nach dem Princip der Arbeitstheilung divergirenden Umbildung des Kiemenapparats entstand (Nr. 89 S. 746, Nr. 135 S. 294—305).

Die vergleichende Entwickelungsgeschichte der Craniota gestattet mir nicht solche Folgerungen zu ziehen. 1. Die Hauptunterschiede in den morphologischen Verhältnissen des Kopfes und Rumpfes sind in letzter Instanz nicht auf Veränderungen der anfangs gleichartigen ventralen Abschnitte zurückzuführen, sondern gehen umgekehrt von den dorsalen Theilen aus. 2. Von diesen sind es zunächst die Segmente, welche die Metamerenbildung des Bauches erst ausführen, also von ihnen eine Aenderung ihrer eigenen grundlegenden Formen nicht erfahren können; zugleich mit der Metamerenbildung bedingen die dorsalen Segmente durch ihre eigene Verschiedenheit die divergente Entwickelung der Leibeswand in der vorderen und hinteren Körperhälfte. 3. Die Verschiedenheit der dorsalen Segmente muss wiederum auf die Differenzirung des Centralnervensystems zurückgeführt werden. Die besondere Ausbildung des Kopftheils der Axenplatte bedingt zugleich die embryonale Kopfbeuge, welche zur Grundlage der Besonderheiten des Vorderkopfes wird, und führt andererseits zur Entwickelung der drei höheren Sinnesorgane, welche die Kopfbildung noch weiter beeinflussen. 4. Kein kraniotes Wirbelthier gestattet die Annahme, dass sein Kopf aus der Zusammenziehung vieler theils zurückgebildeter Metameren hervorgegangen sei; vielmehr sind an allen übereinstimmend nur vier ursprüngliche Metameren des Kopfes nachweisbar, auf deren jedes ein Theil

der allgemeinen Organsysteme des Kopfes (Muskeln, Nerven, Skelet) zurückgeführt werden kann, und deren erstes insbesondere die Anlage des Vorderkopfes enthält, welcher daher aus der Metamerenreihe nicht ausgeschlossen werden darf. Das sogenannte Visceralbogensystem der Craniota stellt in seinem hinteren Abschnitte keine einfache Metamerenbildung, sondern eine komplicirte sekundäre Erscheinung dar. 5. Alle genannten Bildungsmomente beziehen sich zunächst nur auf die primär-morphologischen Organe (Centralnervensystem, höhere Sinnesorgane, Wirbelsaite, Muskeln, Nerven), während das vertebrale Skeletsystem als eine sekundär-morphologische Bildung, welche aus der Anpassung an die bereits erreichte fundamentale Absonderung des Kopfes hervorgeht, im indifferenteren Zustande des Wirbelthiers überhaupt nicht, also auch niemals in gleicher Form am Kopf und Rumpf bestanden haben kann. Ausserdem entstehen die dorsalen und ventralen Skeletttheile des Kopfes viel früher als diejenigen des Rumpfes, können daher füglich nicht als Modificationen des letzteren betrachtet werden.

Dies sind die Thatsachen, welche uns die individuelle Entwickelungsgeschichte als Richtschnur bei phylogenetischen Untersuchungen überliefert. Gehen wir nun ebenfalls vom Amphioxus als der ältesten Wirbelthierform aus, so fehlt an seinem vorderen Körperabschnitte in Uebereinstimmung mit dem Mangel einer besonderen Entwickelung des Centralnervensystems sowohl die von mir beschriebene Abänderung der Segmente und der Leibeswand als auch ein Merkmal der Kopfbeuge; folglich kann kein Abschnitt seines Körpers als Kopf unterschieden und dürfen höchstens die vom Rumpfe noch in keiner Beziehung verschiedenen vier ersten Metameren nach Zahl und Lage mit denjenigen verglichen werden, aus denen in der Stammform der mit einem Kopf versehenen Wirbelthiere sich dessen Grundlagen entwickelten. Wenn ich auch mit Gegenbaur den ganzen Kiemenapparat der Craniota zum Kopfe rechne, so ist doch der Kiemenapparat des Amphioxus nach seiner morphologischen Anlage mit dem ersteren gar nicht durchweg zu vergleichen. Bei den Amphirrhina besteht jener Apparat wesentlich aus den von den äusseren Segmenten des Kopfes und der Oberhaut abstammenden Aussenkiemen. Von den inneren, aus der Seitenplatte hervorgehenden Knorpelbögen kann dabei ganz abgesehen werden; denn einmal fehlen sie manchen Kiemen (Spritzloch-, Operkularkieme) vollständig, ferner können sie bei den Anurenlarven ebenso gut zu den inneren Kiemen gerechnet werden, und endlich ergeben sie sich aus der Entwickelungsgeschichte als sekundäre Anpassungen an den schon angelegten Kiemen-

apparat, welche zu seinem Wesen ebenso wenig gehören wie die Wirbel zum primitiven Bewegungsapparat des Rumpfes. Auch die Darmblattfalten müssen morphologisch von den Aussenkiemen getrennt werden, mit welchen sie in keinem unmittelbaren Kausalzusammenhange stehen, da sie sich in den bei weitem meisten Fällen zum blossen Epithelüberzuge der erstgenannten Knorpelbögen zurückbilden. Nur in den Anurenlarven zeigen sie eine höhere Differenzirung zu einem selbstständigen inneren Kiemenapparate, welcher nach seinen morphologischen Grundlagen und sogar nach seiner physiologischen Ausbildung allein den Darmkiemen des Amphioxus an die Seite gestellt werden kann, und dem folglich die ursprünglichen Kiemenspalten zugezählt werden müssen*. Da nun ein Theil von den Anlagen dieser Darmkiemen auch bei den Batrachiern nachweislich dem Rumpfe angehört und erst nachträglich und bloss in den Darmblatttheilen in den Kopf vorrückt, so kann die ursprüngliche Lage derselben bei Amphioxus am wenigsten zur Abgrenzung eines Kopfabschnittes benutzt werden. Dieses Thier hat also weder einen Kopf noch kann die Entwickelung eines solchen von einer Differenzirung der Darmkiemen zu dem morphologisch nur den Gliedmassen vergleichbaren Aussenkiemenapparate der Craniota abgeleitet werden. Die Entwickelung des Hirns und der höheren Sinnesorgane ist die eigentliche Ursache der Kopfbildung der Wirbelthiere, indem dadurch die Besonderheit der Kopfsegmente und die Kopfbeuge mit allen ihren Folgen hervorgerufen werden. Im Vorderkopfe oder dem ersten Metamer des Körpers erscheint die grösste Veränderung in den Anlagen des mittleren Keimblattes durch die vollständige Auflösung der Seitenplatte, während die drei folgenden Metameren nur mehr in den abweichenden Massenverhältnissen jener Anlagen vom Rumpfe differiren. Die weitere Umbildung des doppelten Segmentpaars in jenem ersten Metamer zum Gesicht und Kieferapparat ist aber, wie ich zeigte, noch insofern von der Hirnentwickelung sehr wesentlich abhängig, als ein geringeres Mass derselben zur cyklostomen Bildung führt, in welcher die Bedeutung der Kiefer kaum angedeutet ist, während eine grössere Energie jener Entwickelung dieselben Anlagen zum vollkommeneren plagiostomen Kieferapparate umbildet. Ferner unterdrückt das Hirn in den

* Dass diese Kiemenspalten auch bei den übrigen Wirbelthieren nur als rückgebildete innere Kiemenanlagen aufzufassen sind, welche sich dem äusseren Kiemenapparate erst sekundär einfügen, dürfte aus dem Umstande erhellen, dass die ins Wasser frei hineinhängenden Aussenkiemen bereits funktioniren, bevor die sie trennenden Kiemenspalten eröffnet sind (*Taf. XVII*), was bereits den älteren Embryologen bekannt war (Nr. 9 S. 304).

inneren Segmenten die Grundlagen für den allgemeinen Bewegungsapparat, wie er im Rumpfe besteht, und drängt mit den äusseren Segmenten die Anlagen der von Anfang an mehr lokal angeordneten, weil nicht an den durchgehenden Skeletstamm (Wirbelsaite) geknüpften Muskelgruppen als Homologa der Extremitäten an die Seiten des Kopfes. Was von den Muskeln und Nerven jener inneren Segmente sich nicht unter ganz neuen Formbedingungen den lokalen Bedürfnissen des Auges anpasst, geht im Hinterkopfe allmählich zu Grunde, sodass jedoch dieser mit der Ausbildung der seitlichen Muskulatur zusammenhängende Schwund erst nach der Entwickelung des Gehörbläschens aber vor der Anlage der hinteren Schädelbasis oder der hinteren Kopfwirbeltheile erfolgt. Die beginnende Bildung des Primordialkraniums musste daher die besonderen morphologischen Grundlagen des Wirbelthierkopfs bereits vorfinden; und da sie im Vorderkopfe beginnend die Entstehung der Wirbelsäule einleitete, so erweisen sich auch darin die Cyklostomen als diejenigen von den uns bekannten Craniota, welche der vorausgesetzten Stammform der Wirbelthiere am nächsten stehen. Kommen wir endlich zum Kiemenapparate, so konnten die uns bekannten Aussenkiemen erst nach der Entwickelung der lateralen Kopfsegmente entstehen, d. h. nachdem die wesentlichen Grundlagen des Wirbelthierkopfes bereits gelegt waren. Bis dahin funktionirten also wahrscheinlich die Darmkiemen allein und zwar im Kopfe nach der Rückbildung seiner etwa vorher bestandenen serösen Höhle* in der Form, wie wir sie bei den Anurenlarven kennen. Dann werden die beiderlei Kiemenapparate nebeneinander existirt haben, wie es die Anurenlarven noch zeigen, bis der äussere das Uebergewicht gewann und der innere sich bis auf wenige Reste zurückbildete. Da nun die Cyklostomen sich in der Bildung aller übrigen Kopftheile als älteste der uns bekannten Craniotenformen erwiesen haben, ihre Kiemen dagegen mit den übrigen Fischkiemen verglichen eine ausserordentlich weit vorgeschrittene Umbildung einfacher Aussenkiemen bekunden würden, anderseits aber viel mehr mit den Innenkiemen der Anurenlarven correspondiren, so sehe ich in ihnen die modificirten und zum Theil aus dem Rumpfe in den Kopf vorgeschobenen Darmkiemen des Amphioxus. Wenn wir aber ihre morphologischen Anlagen bis auf die höchsten Wirbelthiere vererbt und theilweise in neuer Umbildung erhalten sehen (Paukenhöhle mit ihrem Rachengange), so

* Aus der Anlage der beiden Schichten der Seitenplatte im Kopfe (S. 221. 222) könnte auf eine frühere Ausdehnung der serösen Rumpfhöhle bis in den letzteren hinein geschlossen werden.

liesse sich vielleicht noch die weitere Hypothese vertheidigen, dass nämlich die Lungen weniger weit veränderte Homologa der Darm- oder Innenkiemen seien. Wenn man ihre hintersten Anlagen bei den Anuren in den Rumpf verlegen muss, wenn man dann die Anlage der Lungen dicht hinter der letzten in den Kopf vorgerückten Schlundfalte ebenfalls in einem Paar seitlicher Darmblattfalten erkennt (*Taf. XIV Fig. 254, Taf. XVII Fig. 308*), welche nur wegen ihrer bleibenden Lage innerhalb der Rumpfhöhle eine andere Fortentwickelung erfahren, so wird man jene Hypothese nicht ohne weiteres von der Hand weisen. — Das Ergebniss dieser Betrachtungen über die sogenannte paläontologische Entwickelung des Wirbelthierkopfes wäre nun folgendes. Nicht der Primordialschädel unterscheidet die Craniota von Amphioxus, sondern der Besitz eines dem letzteren fehlenden Kopfes; nach der Entwickelung desselben stehen aber dem Amphioxus ganz unbedingt die Cyklostomen am nächsten, und auf sie folgen nicht etwa die Selachier, sondern die Batrachier, vor allem die Anuren. Die Selachier zeigen ein im Verhältniss zu den Batrachiern mächtig angelegtes und erst nachträglich zurückbleibendes Hirn (S. 312), daher eine starke Kopfbeuge und ein frühes Uebergewicht der plagiostomen Form, endlich sehr weit differenzirte Aussenkiemen ohne Spur der inneren, lauter Momente, welche ihrem Ursprunge eine höhere phylogenetische Stufe anweisen als den Anuren. Der knorpelige Zustand ihres Kopfskelets, welcher übrigens bei den Batrachiern erst spät und nur theilweise aufgegeben wird, kann als histiologisches Moment am wenigsten in allgemeinen morphologischen Fragen massgebend sein, besonders da es sich dabei nur um sekundär-morphologische Theile handelt; wenigstens mit dem gleichen Rechte könnte der Zustand der Oberhaut zum gleichen Zwecke benutzt werden und aus der weichen, indifferenteren Haut der Batrachier gerade ihr engerer Anschluss an die Cyklostomen und die Stammform gegenüber den Selachiern gefolgert werden.

X. Das Herz und das Gefässsystem.

1. Das Herz.

Die morphologischen Grundlagen des Herzens und des Perikardialsackes sind die beiden Schichten der Seitenplatte unter der Schlundhöhle. Der Boden dieses Darmabschnittes und überhaupt des ganzen Vorderdarms wird im ersten Anfange der Embryonalentwickelung unmittelbar vor der Dotterzellenmasse, wo dieselbe in das einfache Darmblatt übergeht, durch die aneinandergeschlossenen drei Keimblätter gebildet (*Taf. II Fig. 35—37*). Sehr bald zeigt sich auch dort in Folge der dorsalwärts gerichteten Zellenbewegung eine Fortsetzung der medianen Lücke des mittleren Keimblattes vom Vorderkopfe her, welche weiterhin auch auf den Rumpf übergeht; in der Schlundhöhle senkt sich das Darmblatt zwischen die getrennten Ränder der beiden Seitenplattenhälften bis zur Oberhaut ein (*Taf. V Fig. 91*, *Taf. VI Fig. 111. 112*). Indem aber darauf die Rückbildung der Seitenplatte in der Schlundwand beginnt und dadurch jene Zellenbewegung aufgehalten wird, behalten die ventralen Abschnitte jener Platte im primitiven Schlundhöhlenboden einen genügenden Ueberfluss an Bildungsmaterial, um in rückläufiger Bewegung ihre beiden Schichten, das Visceral- und das Parietalblatt in ganz bedeutender Ausdehnung auszubilden (S. 213. 214. 246). In dieser Entwickelung werden sie durch die Entstehung der Grenzfalte gefördert, wodurch das Darmblatt zwischen der vor der Dotterzellenmasse zurückbleibenden Tasche des Vorderdarms und dem Zungenbeinbogen zuerst aus ihrer medianen Einsenkung und dann noch höher gehoben wird, und so zwischen dem unmittelbaren Boden der Schlundhöhle und der in ihrer früheren Lage zurückbleibenden Oberhaut sich der H e r z r a u m successiv erweitert (S. 220). Dieser Raum ist also innerhalb der genannten Grenzen dem

Darmblattboden der Schlundhöhle genau angeschlossen, sodass seine oberen Seitenränder mit der fortlaufenden unteren Grenze der Kiemenbögen zusammenfallen (*Taf. XIII Fig. 225. 226. 235—237*). In dem Masse als der Herzraum wächst, erweitern sich auch die in ihm enthaltenen Abschnitte der Seitenplatte, und indem ihre beiden Blätter auseinanderweichen, verwandeln sich die sie zusammenhaltenden Ränder in Falten, welche mitten durch den Herzraum einander entgegenwachsen und sich in der Medianebene endlich verbinden (*Taf. VII Fig. 132—134, Taf. XIII*). Dabei erhält sich ein medianer Zusammenhang der beiden Blätter noch einige Zeit, sodass die beiderseitigen von ihnen eingeschlossenen Spalträume getrennt bleiben. Rückwärts setzt sich natürlich die so gebildete Seitenplatte mit ihren beiden Blättern kontinuirlich in die gleichnamigen Theile des Rumpfes fort, wobei sie sich tiefer senkend zunächst die Tasche des Vordarms umgreift (*Taf. II Fig. 38, Taf. VII, XIII*). Da nun die von beiden Blättern eingeschlossenen grösstentheils noch spaltförmigen Lücken im Herzraume die künftige Perikardialhöhle, im Rumpfe die sogenannte Pleuroperitonealhöhle darstellen, so ergibt sich daraus die kontinuirliche, einheitliche Anlage beider Höhlen. Aber noch ein anderer ursprünglicher Zusammenhang der Herzbildung ist hier hervorzuheben. Die eigentliche Herzhöhle ist nämlich in der Lücke zu suchen, welche zwischen dem sich hebenden Darmblattboden der Schlundhöhle und der von den Kiemenbögen gleichsam herabhängenden Seitenplatte, genauer gesagt deren Visceralblatte entsteht. Während diese beiden Blätter auseinanderweichen, löst sich eine lockere, nicht zusammenhängende Schicht vom Darmblatte ab, um vielleicht in Verbindung mit einigen vom Visceralblatte stammenden Bildungszellen eine zarte, zunächst bloss untere und seitliche Auskleidung der primitiven Herzhöhle zu bilden. Verfolgen wir das Visceralblatt rückwärts, wo es sich senkend die Vordarmtasche umgreift, so treffen wir bereits eine Ausbuchtung dieses Darmtheils gegen den Herzraum und im Anschlusse daran eine beginnende seitliche Abschnürung desselben gegen den darüberliegenden Vordarmabschnitt; die dadurch entstandene Furche schliesst das sich darüber spannende Visceralblatt zu einer kanalartigen Lücke ab, welche den oberen Umfang jener sich abschnürenden Darmblatttasche oder der Leberanlage umkreist, vorn im unmittelbaren Zusammenhange mit der Herzlücke steht und jederseits an der hinteren Grenze der Leberanlage in den Spaltraum zwischen der Dotterzellenmasse und dem Visceralblatte des Rumpfes übergeht (*Taf. VII, XIII*). In diesem Spaltraume entstehen die Dottergefässe und in jener die Wurzel

der Leberanlage umgreifenden Lücke die Dotterdarmvenen in der Weise, dass ein vom Visceralblatte geliefertes Bildungsgewebe die von Blut oder bloss Serum gefüllten Lücken mit einer primitiven Gefässwand umkleidet, welche dort, wo die beiden Dotterdarmvenen über der vorderen Ausbuchtung der Leberanlage zusammentreffen, sich alsbald mit der inneren Auskleidung der primitiven Herzhöhle oder dem Epithel des Endocardium verbindet (S. 538). Daraus ergibt sich aber der ursprüngliche kontinuirliche Zusammenhang aller dieser in analoger Weise entstandenen Bluträume von selbst. Wenden wir uns nun wieder dem Herzen zu, welches von allen Bluträumen zuerst angelegt wird, so betrifft seine Absonderung anfangs nur die Höhle: die künftige Herzwand, nämlich das zumeist vom Darmblatte abstammende Endokardialblatt und das ihm unterliegende Visceralblatt bilden zuerst nur den muldenförmigen Boden jener Höhle. Mit der wachsenden Erweiterung des ganzen Herzraums nimmt aber auch die Ausdehnung der Seitenplatte zu, und da das Visceralblatt wie im ganzen übrigen Körper das Parietalblatt an Dicke übertrifft, schreitet auch seine Ausdehnung schneller fort und zwingt es daher innerhalb des vom Parietal- und dem Darmblatte begrenzten Raumes zu Faltungen. Die Lage und Richtung derselben wird durch die noch bestehende mediane Verlöthung beider Blätter bestimmt; sie zieht das Mittelstück des Visceralblattes hinunter und lässt in Folge dessen seine Seitentheile an der Darmblattdecke jederseits in einer medianwärts gerichteten Falte vorrücken und so die muldenförmige Herzwand allmählich zu einem Schlauche abschnüren, während zugleich die Decke des Herzraums eine perikardiale Auskleidung erhält (*Fig. 133. 225. 226. 234—236*). Indem das Parietalblatt dabei an der Oberhaut zurückbleibt,* verwandelt jene Abschnürung die spaltförmigen Perikardiallücken in weitere Räume, welche nach der Lösung der sie trennenden medianen Verbindung zu einer Höhle zusammenfliessen, in welche der Herzschlauch frei hinabhängt. Eine vollständige Abschnürung dieses doppelwandigen Schlauches erfolgt übrigens nur in seinem mittleren Abschnitte Vorn bleibt er gegen das Darmblatt geöffnet, sodass die Enden der ersten Kiemenbögen mit den darin gebildeten primitiven Aortenbögen zwischen dem Visceral- und dem Darmblatte bis an dieses Vorderende des Herzschlauches oder

* An den Durchschnittspräparaten berühren sich Parietalblatt und Oberhaut gewöhnlich nicht; wenn man aber berücksichtigt, dass in anderen Fällen oft ganz unzweideutige Zeichen einer durch die Präparation gelockerten oder gelösten Verbindung jener Theile vorliegen (*Taf. XIII Fig. 236*), so darf der bisweilen relativ grosse Abstand derselben auch in Abwesenheit jener Zeichen für unnatürlich gehalten werden.

den zukünftigen Bulbus arteriosus vorrücken und sich mit dessen Endokardialsacke verbinden können (*Fig. 234*); rückwärts erweitert sich der Herzschlauch gewissermassen trichterförmig gegen den ganzen Vordarm, indem sein Visceralblatt in dessen unmittelbare Umhüllung übergeht (*Taf. XIV Fig. 249. 250. 252*). Dabei legt es sich der Vorderseite der Leberanlage eng an, lässt aber über ihrem Vorsprunge die Lücke frei, in welcher die primitiven Dotterdarmvenen aus ihrem seitlichen Verlaufe medianwärts gelenkt zusammentreffen und endlich zum Sinus venosus verschmelzen (*Taf. XIII, XIV, XVI Fig. 292. 293*). Darüber geht dann die Abschnürung des Herzschlauches bis an die hintere Grenze des Venensackes fort, sodass derselbe bis auf die hintere und untere Anlagerung an die Leber frei in die Perikardialhöhle vorragt. Die Wände dieser Höhle werden nur vorn, unten und seitlich vom Parietalblatte gebildet, das Visceralblatt überzieht dagegen nicht nur den eigentlichen Herzschlauch mit seinen Uebergängen in die Gefässe, sondern auch die obere und hintere Wand der Perikardialhöhle. Dort, wo beide Blätter an der vorderen und seitlichen Grenze des Herzraums in die Seitenplatte des Zungenbeinbogens und der Kiemenbögen übergehen, verschmelzen sie alsbald zu einem kontinuirlichen Zusammenhang und lösen sich von ihrer ursprünglichen Fortsetzung ab. Dasselbe geschieht, nur später, im vorderen queren Umfange des Vordarms, soweit derselbe die ursprüngliche Hinterwand des Perikardialsackes bildet; nur sind dabei folgende Punkte hervorzuheben. Anfangs biegt der horizontale Darmblattboden der Schlundhöhle unmittelbar in die Vorderwand des Vordarms um, sodass die letztere den Herzraum nur rückwärts begrenzt (*Taf. II Fig. 38*); allmählich legt sich aber der oberste Abschnitt jener Wand nach vorn um und nimmt daher als mehr oder weniger gerade Fortsetzung des Schlundhöhlenbodens an der oberen Begrenzung des Herzraums Theil (*Taf. XVI*). Nach der vollständigen Abschnürung des Herzschlauchs und seines Sinus venosus erscheint jener Vordarmabschnitt (Kehlkopf, Lungenwurzel) mit dem ihn überziehenden Visceralblatte als Decke der über dem Venensacke befindlichen engen Bucht der Perikardialhöhle (*Taf. XIII Fig. 237. 238, Taf. XIV Fig. 261. 262, Taf. XV Fig. 274—277*). Das sich daran schliessende zur Leberanlage absteigende Stück des Vordarms (Magen, vorderes Duodenum) begrenzt mit seinem Darmblatte den Innenraum des Venensackes von hinten, welcher das der Vorderseite dieses Darmtheils zukommende Visceralblatt ihm völlig entzieht (*Taf. XVI*). Darunter bildet die vom Visceralblatte überzogene Vorderfläche der Leberanlage den grössten Theil der Hinterwand der Perikardial-

höhle. Diese dem eigentlichen Darmkanal und verschiedenen seiner Anhangsorgane angehörigen Visceralblattflächen bleiben dort, wo sie an die Leibeswand anstossen, d. h. unter der vorderen Leberfläche, zur Seite derselben, des Venensackes und des horizontalen oberen Vordarmabschnittes (Lungenwurzel) mit dem Parietalblatte in Berührung, um von dort aus die betreffenden Eingeweide weiter einzuscheiden. An jener Berührungsgrenze zieht aber das Parietalblatt nicht eben weiter, sondern schiebt auf jene Visceralblattflächen eine kurze Falte vor, welche mit ihnen nach einiger Zeit verwächst und so die Perikardialhöhle auch gegen die Pleuroperitonealhöhle vollends abschliesst (*Taf. XIII Fig. 237, Taf. XIV, XV*). Wenn aber in der Folge mit dem ganzen Larvenkörper auch die genannten Höhlen an Breite zunehmen, wachsen jene in die Perikardialhöhle schauenden Visceralblattflächen nicht in entsprechendem Masse, sondern nebst den betreffenden Eingeweiden etwas langsamer in die Breite; dadurch werden aber die an ihren Rand gehefteten Falten des Parietalblattes als Duplikaturen in die Scheidewand beider grossen Höhlen hineingezogen (*Taf. XXI Fig. 373*). Soweit diese Duplikaturen den Rand der Scheidewand bilden, soweit allein wird sie selbstständig, während die gleichsam von diesem Rande umschriebene grosse mittlere Lücke nur durch eingeschobene Eingeweide, die Leber und die Lungenwurzel, ausgefüllt wird. Die grosse Bedeutung dieser Entwickelungsvorgänge für die Erkenntniss der genetischen Beziehungen der übrigen Eingeweide wird sich im nächsten Abschnitte ergeben, hier soll nur das den Perikardialsack unmittelbar Betreffende erwähnt werden. Da derselbe nach vorn, unten und den beiden Seiten vollkommen abgeschlossen und abgesondert ist und durch keine irgendwie festere Verbindung gehalten wird, und auch mit dem Schlundhöhlenboden nur durch die Aortenbögen zusammenhängt, welche bei der bekannten Leichtigkeit der Wachsthumsausdehnung der Gefässe kein bedeutendes Hinderniss für die Entfernung des Perikardialsackes von jenem Boden und dem darin enthaltenen Zungenbeine sein können, so hängt seine Lage lediglich von jenen Eingeweiden ab, welche mit breiter Fläche seiner Wand eingefügt, also aufs innigste mit ihm verbunden sind, — die Lungenwurzel und die Leber (*Taf. XVI Fig. 292. 293. 298, Taf. XXI Fig. 272. 277*). Das absteigende Vordarmstück (Magen, Duodenum) kommt hier desshalb nicht in Betracht, weil es sein vorderes Visceralblatt ganz dem Venensacke überlässt und darauf in später zu erläuternder Weise sich von dem letzteren völlig abschnürt und zurückzieht. Schon die horizontale Umlagerung der unteren Wand der Lungenwurzel ist ein Ausdruck

der Streckung und Verlängerung dieses Darmabschnittes, wodurch der Perikardialsack bereits ein wenig über die hintere Grenze der Schlundhöhle hinausgerückt wurde; geschieht dies in noch höherem Grade und wird zugleich die Leber zurückgezogen, so muss natürlich der ganze Perikardialsack mit seinem Inhalte ihnen folgen und so seine Bildungsstätte, die Bauchseite der Kopfregion, verlassen, um ganz in den Rumpf überzutreten, während von diesem aus schon vorher die Mm. genio- und sterno-hyoidei zwischen Perikardium und Oberhaut an jene Bauchseite des Kopfes vorgerückt sind, welche sie später an Stelle des Herzbeutels allein einnehmen.

Die Beschreibung des embryonalen Herzschlauches habe ich auf jener frühen Entwickelungsstufe unterbrochen, wann er zwischen seinen befestigten Enden eben zur vollen Abschnürung gelangt. Schon während dieses Vorgangs beginnt er sich zu verlängern, und da seine Endpunkte sich nicht entsprechend von einander entfernen, muss er seinen gestreckten Verlauf aufgeben und seine Verlängerung in Windungen zum Ausdruck bringen (*Fig. 252. 253. 255. 260. 273*). Diese sind ganz gesetzmässig und daher müssen auch die Ursachen ihrer bestimmten Richtung gesetzmässig konstante sein. Wenn es aber auch gelingt, nachzuweisen, dass bevor jene bestimmte Asymmetrie im Verlaufe des Herzschlauches eintritt, bereits ebenso konstante asymmetrische Form- und Lageveränderungen der mit ihm in engstem Zusammenhange stehenden Theile des Vordarms sich zeigen, welche sogar schon auf den Mitteldarm hinübergreifen (*vgl. Taf. XIII Fig. 238—240*), so ist es mir doch nicht gelungen, irgend einen haltbaren Grund für diese eigenthümliche Erscheinung zu entdecken, als deren Folgen alle späteren Asymmetrien des Situs viscerum erscheinen. Der ungleichmässige oder unsymmetrische Zufluss des Blutes, welchen v. Baer zur Erklärung der gleichen Erscheinungen am Hühnerembryo glaubte benutzen zu können (Nr. 8 I S. 177. 178. 213—219), kann abgesehen davon, dass er selbst ebenso unerklärt bliebe, desshalb in unserem Falle nicht angezogen werden, weil er erst später eintritt als die ersten Zeichen der übrigen Asymmetrie. Ihr gesetzmässiger Ausdruck am Herzschlauche ist nun folgender. Zuerst beschreibt er mit seinem Haupttheile einen Bogen nach links und unten; dann schnürt sich sein Vorderende oder der Bulbus arteriosus bis an die gerade aufwärts gerichtete Verbindung mit den Aortenbögen vollends ab und weicht von der Medianebene in der Weise nach rechts ab, dass er nach hinten, aussen und unten gerichtet, in der Tiefe quer in den linken Bogen übergehen kann, welcher den hintersten, unmittelbar an den Venensack stossenden

Abschnitt des freien Herzschlauches noch kaum merklich nach rechts hinübergedrängt. Es beschreibt also der ganze Herzschlauch von dem Ursprung der Aortenbögen bis zum Sinus venosus, welche beiden die oberen, ziemlich genau median gelegenen Endpunkte darstellen, einen vollständigen Schraubengang, von vorn nach rechts und unten, dann nach links hinüber, endlich rückwärts und aufwärts wieder in die Medianebene zurück. Durch allmählich entwickelte Einschnürungen theilt sich der gewundene Herzkanal in den vorderen, rechts hinabsteigenden Bulbus arteriosus, in die Kammer, welche den nach links gewandten Haupttheil umfasst, und in den venösen Vorhof, welcher in dem hinteren aufsteigenden Abschnitte enthalten ist (*Taf. XIV, XVI*). Indem schon durch die Zusammenziehung und schräge Verschiebung der Kiemenbögen nach hinten der Ursprung der Aortenbögen zurückgedrängt wird, nähert sich natürlich auch der Bulbus arteriosus der Vorderwand des Vorhofs, an die er sich schliesslich anlegt, während die Kammer unter den letzteren rückt, wobei sie jedoch die Richtung ihres Grundes nach links beibehält (*Fig. 298. 310—312. 372. 377*). Darauf weitet sich der Vorhof auf jeder Seite zu einem sogenannten Herzohre aus, welches auf die Kammer hinabhängt. Inzwischen hat er auch seine anfangs ziemlich symmetrische Stellung aufgegeben und ist ganz entschieden vor die rechte Hälfte des Sinus venosus gerückt, sodass seine am meisten über der Kammer gelagerte linke Wölbung durch eine ziemlich tiefe Bucht von der linken Hälfte des Venensackes und überhaupt der Hinterwand des Perikardialsackes getrennt wird (*Fig. 255. 311. 319*). Indem nun von der Decke des Vorhofs eine Scheidewand schräg nach hinten und links hinüber gegen den an der linksseitigen Grenze von Vorhof und Venensack nach innen vorspringenden Grund der genannten Bucht hervorwächst und darauf bis zur Kommunikationsöffnung zwischen Kammer und Vorhof vordringt, wird die linke Hälfte des letzteren nicht nur von der rechten, sondern auch von ihrer früher gemeinsamen Wurzel, dem Venensacke, völlig getrennt und bildet, wenn man von einer inzwischen neu entstandenen Gefässöffnung an ihrer hinteren oberen Wand (V. pulmonalis) absieht, einen bloss in die Kammer sich öffnenden Blindsack (*Fig. 310. 319. 370*). Der Venensack bleibt dann nur mit der rechten Vorhofshälfte in Verbindung. Eine ähnliche nur unvollkommene Halbirung der Kammer und des Bulbus arteriosus, deren physiologische Bedeutung uns Bruecke geschildert hat (Nr. 142 S. 354—357), habe ich allerdings schon frühe beginnen sehen, doch nicht näher untersucht (*Fig. 372*).

Bezüglich der Histiogenese des Herzens habe ich zu bemerken, dass das

Visceral- und Parietalblatt überall das ganze Perikardium, das erstere am Herzen ausserdem noch die ganze Muskulatur und überhaupt alle Gewebe bis auf das endokardiale Epithel bilden. Dieses leitet aber die Bildung der Vorsprünge ein, welche schon sehr zeitig die innere Kammerwand bedecken (*Fig. 370*).

2. Die Arterien.

Während der Herzschlauch in der Abschnürung begriffen ist, vollzieht sich die schon erwähnte Verbindung seines Bulbus arteriosus mit den Aortenbögen, indem die letzteren von Bildungszellen umgeben, welche die ventrale Vereinigung der getrennten Kiemenbogenenden im Schlundhöhlenboden einleiten, zwischen das Darmblatt und das Perikardium bis zum offen daliegenden Endokardialsack hineinwachsen (*Fig. 234*). Daher entspringen die beiderseitigen einfachen Wurzelstücke der Aortenbögen nicht divergirend, sondern rechtwinkelig aus dem Ende des Bulbus arteriosus (*Fig. 309. 319*). In den Kiemenbögen verlaufen sie in der äusseren Schicht der Seitenplatte, liegen also später dem knorpeligen Kiemgerüste aussen an, der zweite Aortenbogen insbesondere in einer Rinne des unterliegenden Knorpels, was an das ähnliche Verhalten bei den Fischen erinnert (*Taf. XVIII Fig. 332*); von den aus den äusseren Segmenten hervorgehenden Muskeln und Nerven werden die Aortenbögen, soweit sie mit ihnen in denselben Querebenen liegen, bedeckt. Sehr bald nach seiner Entstehung verdoppelt sich jedes solche Hauptgefäss eines Kiemenbogens im Bereiche der Kieme in der von Rusconi (Nr. 6 S.. 50—54) beschriebenen Weise (*vgl. XVI Fig. 295. 300—302, Taf. XVII Fig. 309. 319*); da ich mich aber auf die Einzelheiten des Blutumlaufs in den Kiemen nicht einlassen will, werde ich von den Aortenbögen als von einfachen Gefässstämmen reden oder vielmehr nur die bleibenden Hälften vom Doppelbogen berücksichtigen. — Zuerst entsteht der Aortenbogen des ersten Kiemenbogens, welcher sich alsbald mit dem Herzen in Verbindung setzt; unter dem Ohrbläschen und auf der Darmblattdeke der Schlundhöhle angelangt, wendet er sich rückwärts und etwas einwärts, sodass er unter den Stammuskeln zu liegen kommt, und endet vorläufig, da eine Aorta noch nicht besteht, an der Hintergrenze des Kopfes (*Taf. XIII Fig. 234—237*). An dieser Stelle schliesst sich ihm aber bereits ein Seitenast an, welcher die Stammuskeln von aussen und aufwärts umgreifend das Hinterhirn erreicht, um an dessen Basis und nach innen von den Wurzeln der Kopfnerven vorwärts zu ziehen. Es ist dies die

primitive Wirbelarterie mit ihrer Fortsetzung, der A. basilaris (*Fig. 237. 274*). Zur selben Zeit ist auch schon ein zweiter Ast des ersten Aortenbogens vorhanden, die A. carotis, welche denselben dort verlässt, wo er die Schlundhöhlendecke unter dem Ohrbläschen erreicht, und auf dieser Decke gerade vorwärts zieht. Beide Aeste des ersten Aortenbogens verlieren sich jedoch gleich ihm selbst nach kurzem Verlaufe im Bildungsgewebe. Immerhin erhellt aus der selbstständigen Entwickelung des ersten Aortenbogens bis jenseits des Ursprunges der primitiven Wirbelarterie, dass er die dorsale Verbindungsbahn der Aortenbögen bis zum Anfange der Aorta ganz allein bildet. — Der zweite Aortenbogen fliesst am Bulbus arteriosus mit dem ersten zusammen und ergiesst sich in dessen oberen horizontalen Verlauf, sodass darauf die jenseits ihrer Vereinigung liegende Aortenwurzel von den eigentlichen Bögen unterschieden werden kann, obgleich sie ebenso wie der sogenannte R. communicans, nämlich der zwischen dem Anfange der Aortenwurzel und der Carotis liegende Gefässabschnitt, lediglich aus dem ersten Aortenbogen entsteht. Der dritte Aortenbogen der Anurenlarven kann jedoch als an der Bildung der Aortenwurzel mitbetheiligt gar nicht angesehen werden; denn sowie er nicht mehr aus dem Bulbus arteriosus, von dem er bereits zu weit entfernt ist, sondern aus dem Wurzelstück des zweiten Aortenbogens entspringt, so mündet er auch gar nicht unmittelbar in die Aortenwurzel; indem er im dritten Kiemenbogen schräg rückwärts aufsteigt und in derselben Richtung über die letzte Kiemenspalte hinzieht, schickt er dem Endstück des zweiten Aortenbogens bloss einen Verbindungszweig, während der Gefässstamm in den vierten Kiemenbogen, nach innen vom dritten ursprünglichen Vagusaste (N. laryngeus anterior), eindringt und medianwärts gewandt sich der Lungenwurzel anschliesst (*Taf. XV Fig. 275. 276, Taf. XX Fig. 233. Taf. XXI Fig. 377*). Aehnlich wie der zweite Aortenbogen zum zweiten, verhält sich der letzte Kiemengefässstamm zum dritten, mit dem er sich an dessen Wurzel und auf seinem Verlaufe zur Lungenwurzel verbindet. — Obgleich es nicht möglich ist, an den kleinen schwarzen Unkenlarven die Richtung der verschiedenen Blutströme unmittelbar und sicher festzustellen, so gibt es doch genügende Anhaltspunkte, um jene Bestimmung indirekt auszuführen. Der dritte Aortenbogen führt sein Blut nur so lange, als der Lungenkreislauf noch gar nicht angelegt ist, vollständig in den zweiten Aortenbogen über. Da jener Kreislauf aber schon im Anfange der zweiten Larvenperiode fertig entwickelt ist, so ist es wenigstens möglich, dass von diesem verhältnissmässig

frühen Zeitpunkte an das Blut des dritten Aortenbogens nur zum Theil in die Aorta, zum Theil in die Lunge abfliesst. Wahrscheinlich wird dies erstens dadurch, dass der Uebergang jenes Bogens nach hinten gegen die Lunge stumpfwinkelig, nach vorn zum 2. Aortenbogen spitzwinkelig erscheint, dass also das Blut in der ersten Richtung einen bequemeren Abfluss hat. Der 4. Kiemengefässbogen kann aber abgesehen davon, dass seine Mündung in den ursprünglichen hinteren Ast des 3. Aortenbogens nach hinten gerichtet ist, schon wegen seines schwächeren Durchmessers nicht zugleich die stärkere Verbindungsbahn zum 3. Aortenbogen und den rückwärts weiter ziehenden Lungenast mit seinem Blut füllen. So sprechen alle Umstände dafür, dass der 3. Aortenbogen schon ausserordentlich frühe den grösseren Theil seines Blutes rückwärts der Lunge zuführt, also die Rolle spielt, welche ihm durch die Metamorphose ganz unzweifelhaft zufällt, nämlich als Lungenarterie zu fungiren, wodurch sein Verbindungsast zum 2. Aortenbogen als Botalli'scher Gang erscheint. Der spät entwickelte 4. Kiemengefässbogen hat daher wohl niemals die Bedeutung eines Aortenbogens, sondern stellt nur einen der Lungenarterie angefügten Seitenbogen dar. Wenn frühere Beschreibungen bei den Anuren vier Aortenbögen erwähnen, welche zur Aortenwurzel zusammenfliessen und von denen der letzte den Lungenast abgebe (Rusconi Nr. 6 S. 53. 54, v. Baer Nr. 9 S. 307), so widerspricht dem schon der anatomische Befund, wonach der 3. und 4. Gefässbogen gar nicht mehr unmittelbar mit der Aortenwurzel zusammenhängen, und die Thatsache, dass der Lungenast schon vor der Entwickelung des letzten Bogens besteht; die Auffassung aber, dass alle Bögen ihr Blut zur Aortenwurzel schicken und nur der letzte einen Theil zur Lunge fliessen lasse, wird auch abgesehen von den schon angeführten Gründen allein beim Vergleiche mit den Urodelenlarven unwahrscheinlich. Diese zeigen allerdings das von den Anuren irrthümlich behauptete Verhalten der Aortenbögen, indem alle vier, von denen der letzte keine Kieme speist, unter spitzen, stromabwärts gerichteten Winkeln zusammenfliessen, sodass sämmtliches Kiemenblut in die Aorta gelangt, während die vom 4. Bogen abgehende Lungenarterie nur einen Theil seines nicht oxydirten Blutes empfängt. Diese selben Larven machen aber auch bis kurz vor der Metamorphose von ihren wenig entwickelten Lungen so gut wie gar keinen Gebrauch, während die Anurenlarven schon sehr frühe energische Lungenathmung erkennen lassen, was sich aus dem anatomischen Zustande und der verschiedenen Anfüllung der Lungen mit Luft leicht konstatiren

lässt*. Dass nun dieser bedeutsame Unterschied in der Athmung der beiden Larvenformen ganz ausser Beziehung zur Anordnung des Blutkreislaufs stände, scheint mir undenkbar. Um so mehr muss der genannte Unterschied zu Gunsten meiner Ansicht sprechen, dass die überwiegende und so gut wie ausschliessliche Kiemenathmung der Urodelenlarven nur einen Theil des vom letzten und kleinsten Gefässbogen geführten Blutes zur Lunge gelangen lasse, bei den mit Kiemen und Lungen gleichmässig athmenden Anurenlarven aber in Folge einer für die Lungen vortheilhafteren Einrichtung der gleichen Gefässbahnen jene Organe schon von Anfang an alles Blut des 4. Gefässbogens und den grösseren Theil des Blutes vom 3. Bogen empfangen.

Jede wesentlich aus den zwei ersten Aortenbögen gebildete Aortenwurzel unserer Unkenlarven umkreist die hintere Schädelbasis und vereinigt sich dicht hinter der Grenze des Kopfes mit der anderseitigen (*Taf. XVII Fig. 305. 306. 316. 317*). Vor ihrer Vereinigung oder dem Anfange der Aorta finde ich eine quere strangförmige aber zarte Brücke zwischen beiden Aortenwurzeln ausgespannt. Ihre Bedeutung ist mir unbekannt geblieben; doch habe ich durch sie feststellen können, dass jene Vereinigungsstelle der beiden Aortenwurzeln zur ungetheilten Aorta, welche später viel weiter rückwärts angetroffen wird, diese Lageveränderung nicht mittelst einer Ausdehnung oder Verschiebung der ganzen Wurzeln (vgl. RUSCONI Nr. 6 S. 48), sondern durch eine nach hinten fortschreitende Spaltung der Aorta ausführt. Bevor jedoch die Aorta vollständig angelegt ist, entwickelt sich eine neue besondere Verbindungsbahn zwischen dem 1. Aortenbogen und der Aortenwurzel. Die Carotis hat sich nämlich schon während der Entwickelung des zweiten Aortenbogens bis an das Wurzelstück des ersten Wirbelbogens verlängert, unter welchem sie in die Sattelgrube eintritt, um von dort aus sich in zwei Aeste fortzusetzen. Der vordere verläuft als ihre gerade Fortsetzung jederseits an der anatomischen Hirnbasis nach vorn, wobei er durch das Austrittsloch des Sehnerven eine A. ophthalmica abgibt; der andere Ast (R. communicans carotidis posterior) steigt aus der Sattelgrube gerade auf und umgreift, dem Vorderhirn dicht anliegend, dessen Basaltheil oder den Hirntrichter bis an seine Oberseite, wo

* Die Urodelenlarven zeigen solche Lungen, wie sie den Anurenlarven in der ersten Larvenperiode eigen sind (*Taf. XVII Fig. 318*), dickwandige Cylinder, welche selten vereinzelte Luftblasen enthalten; die Lungen der Anurenlarven erscheinen von dem angegebenen frühen Zeitpunkte an als weite und dünnwandige, gewöhnlich prall mit Luft gefüllte Säcke.

er in dem sogenannten mittleren Schädelbalken Rathke's eingebettet ist (*Fig. 305. 316. 377*). Von dort aus geht unser R. communicans in die Basilararterie seiner Seite über, welche alsdann auch eine hintere Fortsetzung im Rückenmarkskanale besitzt (A. spinalis inferior); indem aber beide Basilararterien sowie diese ihre Fortsetzungen unter dem Hirn und Rückenmark allmählich zusammenrücken und sich endlich zum unpaaren medianen Stamme vereinigen, erscheint dieser als Zusammenfluss jener nach hinten konvergirenden Karotiszweige. Die beiden primitiven Wirbelarterien und ihre noch getrennten vorderen Fortsetzungen, die Basilararterien, bilden also jederseits die hintere Hälfte, die inneren Karotiden mit ihren hinteren Verbindungszweigen die vordere Hälfte eines cerebralen Gefässbogens, welcher dem extrakraniellen Herz-Aortenbogen gleichsam von oben aufgesetzt ist. Bevor dieser cerebrale Gefässbogen vollendet ist, müssen die ersten ins Herz und die Aortenbögen eintretenden Blutwellen von beiden Seiten her, von vorn durch die Karotiden, von hinten durch die primitiven Wirbelarterien dem Gehirn zugeführt werden. Während der Vollendung des Bogens bilden sich bereits die Seitenbahnen, in welche sich die beiderseitigen Blutströme vertheilen, sodass sie nicht mit der ganzen Masse in der Hauptbahn aufeinanderstossen, sondern die Karotiden mehr das Hirn, die primitiven Wirbelarterien das Rückenmark versorgen; und wenn der Blutzufluss zu den letzteren schon durch die indess erfolgte Bildung der Aorta abnimmt, was man an den sich verengenden Gefässlichtungen erkennt, so hört er sehr bald, noch zu Ende der ersten Larvenperiode ganz auf, indem die primitiven Wirbelarterien verschwinden und ihr Gebiet ganz den Karotiden überlassen.

An das bisher geschilderte zusammenhängende Gefässbogensystem des Kopfes fügt sich als letztes Glied eine im Zungenbeinbogen verlaufende Arterie an. Sie entsteht ganz wie die Aortenbögen in der Aussenschicht der Seitenplatte und nach innen vom lateralen Segmente, liegt also im Bauchtheile des betreffenden Bogens zwischen dem M. subhyoideus und dem grossen Zungenbeinhorn, welcher den Kiemenknorpeln homolog ist, im Seitentheile des Zungenbeinbogens dagegen, welcher seine Seitenplatte frühzeitig verlor, zwischen dem Darmblatte und den Senkern des Unterkiefers und Zungenbeins an der Vorderseite der Paukenhöhlenbucht; der Gesichtsnerv verläuft vor dem Gefässe (*Taf. XIV Fig. 259, Taf. XVI Fig. 294. 295, Taf. XVII Fig. 316, Taf. XXI Fig. 377*). Dasselbe hängt an der Bauchseite des Schlundes mit der Wurzel des ersten Aortenbogens zusammen; dieser Ursprung wird aber

durch das Auswachsen des letzteren etwas lateralwärts verschoben, sodass jenes Gefäss wie ein Zweig des Aortenbogens erscheint (*Fig. 319*). Im Zungenbeinbogen aufsteigend erreicht es hinter und unter dem Ganglion des N. facialis den Karotisast des ersten Aortenbogens und mündet in denselben. Da nun der vorwärts gerichtete Strom der Carotis schon vor jener Verbindung bestand, und die in sie mündende Arterie des Zungenbeinbogens viel dünner ist, so kann gar nicht daran gedacht werden, dass die letztere ihr Blut durch die Carotis zu den übrigen Aortenbögen hinüberleite und auf diese Weise sich ihnen funktionell anschliesse. Sie kann folglich ihren Blutstrom, solange und wenn er überhaupt aufsteigt, nur demjenigen des cerebralen Gefässbogens beimischen und verhält sich zu den Aortenbögen so wie die 4. Kiemenarterie: sie stimmt mit ihnen in der Anlage, nicht aber in der Bedeutung für den allgemeinen Kreislauf überein. Wenn ich aber die Möglichkeit zugebe, dass das Blut des in Rede stehenden arteriellen Verbindungsbogens anfangs in den cerebralen Gefässbogen aufsteige, so dauert dies jedenfalls nur kurze Zeit. Schon im Anfange der zweiten Larvenperiode finde ich sein Mittelstück enger als die beiden Endstücke, von denen das untere in der geraden Fortsetzung seiner nach vorn gerichteten Wurzel alsbald einen Zweig entwickelt, der an der Aussenseite des M. genio-hyoideus verläuft. Nach einiger Zeit obliterirt jenes Mittelstück vollständig, sodass ich vom ganzen ursprünglichen Gefässbogen nur noch seine ventrale Wurzel mit der geraden vorderen Fortsetzung oder die A. lingualis mit einem dünnen in den Zungenbeinbogen aufsteigenden Seitenzweige, und das obere Endstück finde, welches sich gleichfalls nur als Wurzel einer neugebildeten Arterie erhält, welche für den Unterkieferbogen bestimmt ist (*Fig. 294. 305. 363. 377*). Sie dringt unter dem Suspensorium in die Masse der Kaumuskeln und gelangt zuletzt unter und hinter den Unterkiefer, um vor dem Ursprunge der Schilddrüse im Bildungsgewebe, später wohl im M. submaxillaris zu enden. Dass diese A. temporo-maxillaris noch viel weniger als die vergängliche Verbindungsbahn des Zungenbeinbogens mit einem Aortenbogen verglichen werden kann, liegt auf der Hand.

Während der Larvenmetamorphose unterliegen die Aortenbögen gewissen Abänderungen, wodurch das bleibende Gefässsystem des Kopfes hergestellt wird (*Taf. XXI Fig. 378*). Indem die Fortsetzung des 1. Aortenbogens vom Ursprunge des Karotisastes bis zur Mündung des 2. Aortenbogens (R. communicans aut.) obliterirt und nur als dünner Strang bestehen bleibt, wird das Blut des genannten Bogens nicht mehr dem Rumpfe, sondern ausschliesslich

der vorderen Kopfhälfte zugeführt; er wird so zum Stamm der Carotis, welcher die längst bekannte, aber von LEYDIG zuerst richtig erkannte Anschwellung zeigt (Nr. 81 S. 55). Der 2. Aortenbogen wird dadurch und durch die gleichzeitige Rückbildung des BOTALLI'schen Ganges zum ausschliesslichen Ursprunge der Aortenwurzel, der 3. Aortenbogen nach dem Schwunde des 4. Kiemengefässbogens zur einfachen Lungenschlagader seiner Seite. Ein zweiter Ast des 3. Aortenbogens, nämlich die von BUROW zuerst genauer beschriebene A. cutanea (Nr. 144 S. 11), entwickelt sich erst während der Metamorphose. — Die Aortenwurzel verliert ihren ersten Zweig, die primitive Wirbelarterie, bereits sehr frühe; dadurch wird aber der Zufluss zur A. spinalis inferior von unten her nicht ganz aufgehoben, indem jene vergängliche Wirbelarterie abgesehen von kleineren neugebildeten Aortenzweigen namentlich durch eine bleibende Wirbelarterie ersetzt wird, welche an derselben Stelle wie die erstere aus der Aortenwurzel entspringt, aber nach innen von den Stammuskeln (M. intertransversarius capitis inferior), zwischen diesen und der Wirbelsaite und durch das erste Zwischenwirbelloch in den Rückenmarkskanal eindringt (*Taf. XXI Fig. 371*). Sie entlässt auch die A. supravertebralis anterior. Hinter der Wirbelarterie entwickelt sich aus der Aortenwurzel in dem Masse, als die vordere Extremität hervorwächst, die A. subclavia. — Gleich hinter der Vereinigung beider Aortenwurzeln entsendet die Aorta ihren stärksten Ast, die A. mesenterica, welche an derselben Stelle wie die Hohlvene die Wirbelsäule verlässt, sodass jene rechts, die Arterie links hinüberneigt (*Fig. 363. 372. 377*). Da die Gekrösearterie im erwachsenen Thiere als Ast der linken Aortenwurzel erscheint, so liefert dies einen neuen Beweis, dass die Aorta der Anuren sich rückwärts spaltet und dadurch ihre Wurzeln verlängert. Rückwärts verläuft die Aorta der Larven bis an das Schwanzende der Wirbelsaite und gibt auf diesem Wege zahlreiche obere und untere Zweige ab. Die ersteren steigen an der Innenseite der Stammuskelplatten und längs deren Scheidewänden auf, und gelangen mit einer geraden Fortsetzung in die dorsale Flosse, während ein Seitenzweig in der halben Höhe jeder Muskelscheidewand dieselbe durchbohrt und an ihrer Aussenseite sich in eine obere und eine untere Vene (V. vertebralis) theilt. Die unteren Aortenzweige versorgen im Rumpfe die Baucheingeweide und die Leibeswand, im Schwanze dessen untere Flosse. Mit der Entwickelung der hinteren Extremitäten erscheinen die beiden Aa. iliacae. Nach der Larvenmetamorphose bleibt von der kaudalen Fortsetzung der Aorta nur

ein kleines unpaares Stämmchen zurück, welches im Theilungswinkel der beiden Aa. iliacae wurzelt (*Taf. XXI Fig. 380*).

3. Die Venen.

Das Venensystem entwickelt sich von mehreren getrennten Hauptanlagen aus, welche sich in zwei natürliche Gruppen scheiden: die eine gehört dem Kopfe, den Stamm- und Seitentheilen des Rumpfes an, die andere ausschliesslich den Eingeweiden. Alle Hauptanlagen der ersten Gruppe erscheinen zuerst als Reihen zusammenhängender grösserer Lakunen des interstitiellen Bildungsgewebes, welche sich darauf in Kanäle verwandeln und dann gleich den Arterienstämmen ihre feineren Verzweigungen vom Stamme aus, aber im Hinblick auf ihre spätere Stromrichtung stromaufwärts entwickeln. Die zuerst auftretende dieser Anlagen, welche mit den Aortenbögen ohngefähr um dieselbe Zeit entsteht, kann mit Rücksicht auf ihre spätere Ausbildung gleich anfangs in drei Abschnitte zerlegt werden, welche in einem Punkte zusammentreffen, sodass der eine die gemeinsame Fortsetzung der beiden anderen bildet. Dies sind Theile der Drosselvene, die Stammvene (V. cardinalis Rathke) und der sie vereinigende Ductus Cuvieri (Rathke).

Von der Drosselvene finde ich zunächst ein kurzes, horizontales Stück, welches unter dem äusseren Rande der ersten Stammuskelplatten des Rumpfes liegt und alsbald sich in eine vordere Wirbelvene fortsetzt, welche aussen an der Grenze der 2. und 3. Stammuskelplatte aufsteigt und die dorsalen Venen des vorderen Rumpftheils sammelt (*Fig. 238—240*). An dieses horizontale Stück schliesst sich an der hinteren Kopfgrenze ein gleichfalls an der Aussenseite der Muskeln aufsteigendes Stück der Drosselvene, welches von hinten her zwischen die Vaguswurzel und das Hinterhirn tritt und so den Anfang der V. jugularis interna bezeichnet. Bevor aber diese letztere sich ausbildet, erscheint die V. jugularis externa als der mächtigste Theil des Drosselvenensystems (*Fig. 273—278. 305. 306. 315—317. 377*). Sie umkreist in weitem Bogen, welcher dem inneren arteriellen Bogen von dem Schädeleintritt der Carotis bis zu den Aortenwurzeln koncentrisch verläuft, den unteren äusseren Umfang des Ohrbläschens und liegt dabei lateralwärts vom Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, sodass also diese Nerven den arteriellen vom venösen Bogen trennen. Hinten mündet die äussere Drosselvene unter der Wurzel des Seitennerven in die innere Vene; vorn dringt sie zwischen dem Facialis und dem Gasser'schen Nervenknoten in den Schädelraum, nachdem sie vorher einige

stärkere Zweige in den Zungenbein- und Unterkieferbogen entsandt hat. Der horizontale Stamm der vorderen Wirbelvene und die gemeinsame Wurzel der inneren und äusseren Drosselvene verbinden sich zu einem kurzen gemeinsamen Stamme oder der V. jugularis communis, welche hinter dem Kiemenapparate hinabläuft; dort trifft sie mit der von der Urniere kommenden Stammvene zum abwärts ziehenden Ductus CUVIERI zusammen. Die letztgenannten Venenstämme liegen dem Parietalblatte aussen an, also in der künftigen Leibeswand, und werden von den später erscheinenden Bauchmuskeln bedeckt. — Mit diesen Beobachtungen, welche bis in den Anfang der zweiten Larvenperiode reichen, schliesse ich die Entwickelungsgeschichte der V. jugularis, da es mir nicht gelang, Präparate derselben aus der späteren Larvenzeit herzustellen.

Die Stammvene wendet sich aus dem Ductus CUVIERI sofort auf- und rückwärts zur Urniere und geht vollständig in die Zwischenräume der Schläuche derselben über, um erst am oberen hinteren Ende des Organs wieder zu einem Gefässe zusammenzufliessen (*Fig. 238—240. 263—265. 278—281. 308—311*). Um eine richtige Vorstellung von den genetischen Beziehungen der Urniere und der Stammvene zu gewinnen, muss man sich vergegenwärtigen, dass die Anlage dieses Gefässes in Lakunen besteht, welche zwischen dem Parietalblatte und der ihm sonst eng anliegenden inneren Segmentschicht auftreten, und dass anderseits die Urniere aus schlauchförmigen lateralen Ausstülpungen desselben Parietalblattes sich entwickelt, welche jene Segmentschicht ebenfalls nach aussen abheben und so zwischen und um sich unregelmässige, von spärlichen Bildungszellen durchzogene Zwischenräume hervorrufen, welche mit den an sie herantretenden Venenanlagen in Kommunikation treten und von ihnen aus mit Blut gefüllt werden. Indem der vom ganzen Organ eingenommene Raum sich allmählich gegen die Umgebung abschliesst und abkapselt, liegen seine Schläuche gleichsam frei in einem von Bildungszellen durchzogenen Venensinus, der in den Verlauf der Stammvene eingeschaltet ist; und während ferner die sich verlängernden und aufknäuelnden Urnierenschläuche diesen Sinus in ein System von allseitig zusammenhängenden Spalträumen verwandeln, können die Bildungszellen die engen Stellen derselben ganz abschliessen, die weiteren zum Theil oder ganz auskleiden und so den weiten ursprünglichen Gefässsack in ein pfortaderähnliches Gefässnetz der Urniere umbilden, welches aus der Stammvene kommt und in deren Fortsetzung wieder übergeht. Die Stammvene verlässt die Urniere zugleich mit dem Urnierengange, an dessen mediale Seite sie angeschlossen bleibt, und gleitet dann über das Parietalblatt (parietales Bauchfell)

median- und rückwärts bis gegen die Gekrösefalte, sodass beide Gefässe den medianwärts von ihnen gelegenen Aortenwurzeln ohngefähr parallel nach hinten konvergiren; unter den Stammuskeln angelangt wenden sie sich gerade nach hinten, lateralwärts noch immer von den Urnierengängen, medianwärts von den aus den Gekrösefalten hervorwachsenden Nierenanlagen eingefasst und unter dem Niveau der Aorta gelegen (*Taf. XI Fig. 197, Taf. XX Fig. 362. 363*). Während darauf die Gekrösefalten unter der Aorta zusammenstossen, nähern sich auch die Nierenanlagen mit den Venen und Urnierengängen der Medianebene, indem sie zwischen die Aorta und die neugebildete Gekrösewurzel eindringen, sodass zuletzt nur noch die komprimirten Wurzeln der Nierenanlagen die Venen unter der Aorta trennen, während der Hauptheil jener Anlagen jederseits zwischen den beiderlei Gefässen nach aussen und oben gedrängt, über die Stammvene hinüber den Urnierengang erreicht (*Fig. 198*). Zu Ende der ersten Larvenperiode löst sich die Verbindung der Nieren und Gekrösefalten vollends, sodass die beiden Stammvenen lediglich durch ihre eigenen dünnen Wände geschieden den Raum zwischen der Gekrösewurzel und der Aorta ausfüllen. Diese ihre Aneinanderlagerung reicht bis gegen das Ende des Rumpfes, wo an Stelle der Nieren der oberste Theil der Darmanlage sich aufwärts zwischen die Venen drängt und sie dort bleibend trennt. Indem aber die gerade Fortsetzung jenes Darmtheils als Schwanzdarm aus dem hinabziehenden Afterdarm frei hervortritt, stossen die unter seinem Niveau verlaufenden Stammvenen unter ihm zusammen und verschmelzen zur unpaaren unteren Schwanzvene (*Fig. 363. 377*). Der Schwanzdarm liegt also zwischen den kaudalen Fortsetzungen der arteriellen und venösen Hauptgefässe des Stammes. Dort, wo die Stammvenen die Wurzel des Schwanzdarmes nach unten und hinten umgreifen, entwickeln sie jederseits in derselben Richtung einen starken Ast, die V. iliaca, welche zwischen dem Afterdarm und der Anlage des Beckens abwärts verläuft, um darauf nach vorn in die A. iliaca bogenförmig überzugehen. Der ganze Kreislauf an der Wurzel der hinteren Extremität besteht also anfangs in einer einfachen mit der Aorta und der Stammvene zusammenhängenden Schlinge; durch Wachsthum, Verzweigung und fortgesetzte Schlingenbildung dieser ersten Anlage entsteht dann der definitive Kreislauf mit arteriellem, venösem und kapillärem Gebiete ganz ähnlich wie derjenige des Schwanzes aus den einfachen bogenförmigen Uebergängen der ursprünglichen kaudalen Hauptgefässe (S. 509—511). Auf dieselbe Weise sammelt also die untere Schwanzvene das zurückströmende Blut der unteren Schwanzhälfte, sowohl aus den gerade nach unten gerichteten wie auch

aus den durch die Muskelplatten zurücklaufenden Zweigen. Die zwischen den oberen Rändern der Muskelplatten hinziehende obere Schwanzvene sammelt die übrigen Venenzweige der dorsalen Flosse und ergiesst sich an der Schwanzwurzel jederseits mit zwei äusseren, intersegmentalen Stämmchen in die V. cardinalis. Eine Fortsetzung der oberen Schwanzvene in den Rumpf hinein existirt nicht; vielmehr werden die dorsalen Gefässschlingen der hinteren Rumpfhälfte in einzelne Venenäste hinübergeleitet, welche unregelmässig, bald die Muskeln ganz von aussen umgreifend, bald dieselben durchbohrend die Stammvenen erreichen. Die stärkste dieser hinteren Wirbelvenen scheint mir die erste zu sein, welche an der nächsten hinter der vorderen Wirbelvene gelegenen Muskelscheidewand und hinter der Urniere hinabsteigt (*Fig. 362*). Dicht über der Mündung dieser hinteren Wirbelvene finde ich in der letzten Zeit der ersten Larvenperiode eine Erweiterung des Gefässes, welche alle übrigen Gefässlichtungen an Grösse übertrifft. Wenn ich das Mikroskop auf die entsprechende Stelle der Oberfläche einer etwas älteren lebenden Larve einstelle, so sehe ich einen runden, blutrothen Fleck, welcher durch regelmässige Pulsationen bewegt wird. Da nun J. Müller solche von dem vorderen Lymphherz abhängige Pulsationen an der vorderen, in die Drosselvene sich ergiessenden Wirbelvenen des erwachsenen Frosches nachgewiesen hat (Nr. 143 S. 299), so muss ich annehmen, dass jene erste hintere Wirbelvene später, wenn ihr Abfluss in die atrophirende Stammvene aufhört, mit der vorderen Wirbelvene sich verbindet und so deren Gebiet vergrössert.

In der beschriebenen Anordnung bleiben die Stammvenen und die meisten ihrer Zweige nicht lange bestehen. Die erste Veränderung wird durch die Entwickelung des vorderen, von der Wirbelsäule zur Leber niedersteigenden Abschnitts der hinteren Hohlvene herbeigeführt. Ich werde diesen Vorgang weiter unten genauer schildern und erwähne hier nur seinen Enderfolg, welcher darin besteht, dass jener von den Stammvenen unabhängig entwickelte Hohlvenenabschnitt die rechte Stammvene von vorn und unten dicht vor ihrem Zusammentreffen mit der linken und neben der Wurzel der A. mesenterica erreicht und mit ihr sich verbindet (*Fig. 363*). Dies geschieht im Anfange der zweiten Larvenperiode und hat zur Folge, dass das Blut aus dem hinter jener neuen Mündung der rechten Stammvene gelegenen, bei weitem grössesten Abschnitte derselben durch zwei Bahnen, also leichter abfliessen kann als aus der linken Stammvene. Zu gleicher Zeit ist auch die zwischen den aneinandergelagerten Stammvenen noch bestehende Scheidewand gegen die linke Gefässlichtung konvex vorgewölbt,

also die linke Vene viel weniger gefüllt als die rechte, was wohl so zusammenhängen mag, dass der leichtere Abfluss durch die letztere auch einen stärkeren Zufluss zu derselben aus der gemeinsamen Quelle beider Blutbahnen, nämlich der Schwanzvene hervorruft. Unterdessen drängen sich die frei gewordenen Nierenanlagen jederseits zwischen die Stammvene und den Urnierengang ein und geben dadurch Veranlassung, zu zweierlei Umbildungen der Stammvenen. Wenigstens möchte ich auf diesen Umstand zunächst ihre Verschmelzung in dem grösseren vorderen Theile ihres Verlaufes zwischen den Nieren zurückführen, da die letzteren dort am stärksten entwickelt und einander am meisten genähert sind, während ihre schmächtigen, sich von einander entfernenden hinteren Abschnitte auch die getrennt bleibenden, in der angegebenen Weise ungleichen Stammvenenabschnitte zwischen sich fassen (*Fig. 380*). Der auf diese Weise entstandene unpaare Venenstamm stellt die hintere Hälfte oder den Nierentheil der Hohlvene dar, sodass also dieses Hauptgefäss des erwachsenen Thieres aus zwei genetisch ganz geschiedenen Hälften hervorgeht. Seine vollständige Herstellung hat aber die Rückbildung der beiden ursprünglichen Urnierenabschnitte der Stammvenen von ihrem Zusammenfluss bis zu ihren Mündungen in die Ductus Cuvieri nicht zur unmittelbaren Folge, sondern dieselbe wird erst durch die allmähliche Schrumpfung der von ihnen durchströmten Urnieren herbeigeführt. Diese Organe scheinen freilich in dem Masse, als ihre Funktion an die bleibenden Nieren übergeht und sie in Folge dessen atrophiren, sich von den Stammvenen abzuschnüren (*Fig. 363*); dennoch müssen sie dabei dem centripetalen Blutstrome dieser Gefässe hinderlich werden, denn dieselben veröden zuerst gerade in den vor den Urnieren gelegenen Hälften, während ich die mit der Hohlvene zusammenhängenden Abschnitte noch bei einjährigen Thieren theilweise mit Blut gefüllt angetroffen habe (*Fig. 380*). — Die bleibenden Nieren beeinflussen jedoch nicht nur die Umbildung der Stammvenen, sondern auch diejenige ihrer Seitenzweige oder der hinteren Wirbelvenen. Während die Nieren zur Seite der Stammvenen zwischen jene ihre Längsaxe quer durchschneidenden Gefässe hineinwachsen, erhalten sie von ihnen zahlreiche, zu einem Gefässnetze zusammenfliessende Zweige, unter denen die ursprünglichen Stämmchen im engeren Bereiche der Nieren unkenntlich werden, sodass sie nur an den Rändern derselben, wo sie das Organ verlassen, als stärkere Gefässe hervortreten. Von diesen heissen nunmehr die medialen, welche sich in den Nierentheil der Hohlvene ergiessen, Vv. renales advehentes; die lateralen Stämmchen werden am Seitenrande der Niere durch

fortlaufende Anastomosen oder die Jacobson'sche Vene verbunden, welche, da die letzten Wirbelvenen an der Mündung der V. iliaca die Stammvene noch unmittelbar erreichen, ebendaselbst mit der letzteren zusammentrifft und daher wie eine Fortsetzung derselben oder später der V. iliaca erscheint. Die Jacobson'sche Vene scheidet also jene lateralwärts von der Niere liegenden Abschnitte der ursprünglichen Wirbelvenen in innere Stämmchen, welche sich in die Niere einsenken und Vv. renales advehentes heissen und äussere, welche im Grunde dieselbe Bedeutung haben, aber immerhin den alten Namen „hintere Wirbelvenen“ behalten mögen. Ihre Zahl ist schliesslich gering, was wohl eine Folge mehrfacher Verschmelzungen ist; denn wenn die ursprünglichen Wirbelvenen kaum mehr als je zwei Segmenten angehören, haben die späteren weit grössere Bezirke. Bei der Unke finde ich zwei solche Venen, welche am Vorderende und der Mitte der Niere sich in die Jacobson'sche Vene ergiessen; eine dritte mündet mit der V. iliaca zusammen. Dass die vor der Niere befindlichen hinteren Wirbelvenen sich später wahrscheinlich an die vordere Wirbelvene anschliessen, wurde bereits erwähnt. — Die getrennten hinteren Stammvenenabschnitte bleiben den medialen Rändern der Nieren bis zu derer hinterem Ende, wo sie mit der Jacobson'schen Vene und der Hüftvene zusammentreffen, und von dort an den Urnierengängen dicht angeschmiegt. Indem nun im Verlaufe der Entwickelung die beiden hinteren Nierenenden divergirend auseinanderweichen, sodass hinter ihnen die freien Urnierengänge bis zu ihrer gemeinsamen medianen Mündung wieder konvergiren, bilden die getrennten Stammvenenabschnitte eine rautenförmige Figur, deren vordere Spitze in die Hohlvene, die hintere in die untere Schwanzvene übergeht, und deren laterale Winkel den Zusammenfluss der Stammvenen mit den oben genannten Venen bezeichnen. Erst nach der Larvenmetamorphose atrophiren die vorderen Schenkel jener Rautenfigur und zwar, sowie die linke Stammvene schon frühzeitig die schwächere wurde, zuerst der linke Schenkel, während der rechte als Andeutung einer aus den Hüftvenen entspringenden Hohlvene, wie sie bei höheren Wirbelthieren besteht, bisweilen noch in einjährigen Unken vorhanden ist (*Fig. 380*). Doch habe ich auch das umgekehrte Verhalten angetroffen. Die lateralen Winkel der Rautenfigur ziehen sich allmählich je in ein kurzes unpaares Venenstämmchen aus, welches nach dem Schwunde der vorderen Schenkel einerseits eine V. renalis advehens für das Nierenende entwickelt, anderseits in den hinteren Schenkel übergeht; diese beiden hinteren Rautenschenkel erhalten sich aber, nachdem ihre Vereinigung in dem Reste der unteren Schwanzvene sich gelöst, als zwei

hinter dem Mastdarm rückwärts verlaufende Venen. Es sind die einzigen in den vollendeten Zustand des Venensystems übergehenden Reste der getrennten Stammvenen.

Hinsichtlich der Ductus Cuvieri kann ich mich kurz fassen. Es sind kurze Gefässstämme, welche anfangs vom Zusammenfluss der Drossel- und der Stammvene hinter der Kopfregion senkrecht in der Leibeswand hinablaufen und nach dem Schwunde der Stammvenen als Vv. cavae anteriores s. anonymae jederseits die Verbindung der Drosselvene und der V. subclavia darstellen (*Fig. 238—240. 255. 262. 296. 302. 311. 312. 318. 319. 363. 377*). Sie haben zuerst wie alle grossen primitiven Gefässe keine Mündung, sondern endigen blind im obersten Abschnitte jener Falte des Parietalblattes, welche dieses auf die perikardiale Visceralblattfläche der Leber vorschiebt; während der Verwachsung jener sich berührenden Blätter durchbrechen die Ductus Cuvieri diese sie von der Höhle des Venensacks trennende Scheidewand und münden dann seitlich in den letzteren ein. In ihre Mündung ergiesst sich noch ein selbstständig entstehender Venenstamm des Kopfes, die V. jugularis inferior (V. jugularis externa Gruby Nr. 145 S. 224. 225). Sie verläuft ohngefähr parallel der A. lingualis, aber am medialen Rande des M. genio-hyoideus, und nachdem sie ihn an seinem Ursprunge überschritten, am lateralen Rande des M. sterno-hyoideus* und unter den Wurzeln der Aortenbögen rückwärts bis zur Mündung der Ductus Cuvieri, welche sie von oben her erreicht (*Fig. 255. 273—277. 302. 310. 312. 319. 363*). Während die zwischen der Bauch- und Perikardialhöhle hergestellte Scheidewand in ihren freien, selbstständigen Randtheilen oder der beschriebenen Duplikatur des Parietalblattes sich ausdehnt, also auch die Leber mit dem Venensack von der Leibeswand entfernt, werden die anfangs unmittelbaren Mündungen der Ductus Cuvieri in kurze, zwischen der Leibeswand und dem Venensacke ausgespannte Stämme ausgezogen.

Als letzter Venenstamm der ersten Gruppe ist die V. abdominalis zu nennen. Ihre paarigen Anlagen liegen jederseits in der unteren Bauchwand unmittelbar auf dem Parietalblatte oder dem Bauchfelle und erstrecken sich zuerst von der Lebergegend nur eine kurze Strecke rückwärts. Neben der Leber durchbrechen sie die ihr angeheftete Duplikatur des Parietalblattes gerade so wie die Ductus Cuvieri, nur dass diese mehr von oben, die Bauch-

* Dieser laterale Rand ist anfangs, solange der Muskel den Herzbeutel nur oben umgreift, natürlich ein oberer Rand.

venen von unten in den Venensack münden (*Fig. 277. 296. 302. 371*). Rückwärts verlängern sie sich bis in die Beckengegend, wo sie mit den Venen der Extremitäten in Verbindung treten (Vv. epigastricae) und namentlich das Venennetz der Harnblase aufnehmen. Später verschmelzen diese hinteren Abschnitte der Bauchvenen von der Harnblase an vorwärts zu einem Stamme (*Fig. 380*), worauf in dem noch getrennten vorderen Verlaufe die rechte Bauchvene völlig schwindet, sodass die linke allein die Fortsetzung des hinteren Stammes bildet. Wenn man die Beziehungen der Allantois zur Harnblase bei den höheren Wirbelthieren berücksichtigt, so erscheinen die Bauchvenen der Anuren als richtige Stellvertreter der Umbilikalvenen der Amnioten, um so mehr, als sie später in unmittelbare Beziehungen zu den Dotterdarmvenen treten, welche sich als Homologa der Vv. omphalo-mesentericae erweisen. Diese und eine andere Verbindung der Bauchvene können aber erst nach der Betrachtung der eigentlichen Eingeweidevenenstämme verständlich werden.

Das viscerale Venensystem im engeren Sinne scheidet sich gleichfalls in mehre Gruppen. — Die Dotterdarmvenen habe ich als zwei Gefässstämme beschrieben, welche jederseits das Dotterblut sammeln und über der Leberanlage dem Herzen zuführen, an dessen hinterem Ende sie sich zum Venensacke verbinden (*Taf. XIII—XV*). Diese Darstellung passt aber nur auf den ersten Entwickelungszustand der Dotterdarmvenen. Was zunächst deren Wurzeln, die Dottergefässe betrifft, so sind sie nicht von sehr langem Bestande; denn sobald die Dotterzellenmasse bis unter den Mitteldarm abgeschnürt ist, beginnt ihre Umwachsung durch das Darmblatt, welches folglich an Stelle der ersteren zur Unterlage des Visceralblattes wird und dadurch die Bildung des Dotterblutes und seine Abführung in die Dotterdarmvenen unterbricht (S. 265. 266). Desshalb ist aber der Blutzufluss zu den letzteren nicht aufgehoben. Sehr bald nach der Anlage der ersten Dottergefässe finden sich auch primäre Gefässanlagen zwischen dem Visceralblatte und unzweifelhaften Dotterblatttheilen, welche auf der kontinuirlichen Unterlage (Darmblatt, Dotterzellenmasse) mit den Dottergefässen ähnlich wie die Dotterdarmvenen in Verbindung treten und sich in demselben Masse ausbreiten als die ersteren durch das auswachsende Darmblatt beschränkt und verdrängt werden (*Fig. 362*). Die Dotterdarmvenen kommuniciren also sehr bald nicht nur mit den Dottergefässen, welche man ja wohl als Venen bezeichnen muss, sondern, wie ihr Name besagt, auch mit eigentlichen Darm- und Eingeweidevenen, welche während der Rückbildung der Dottergefässe an deren Stelle treten und so die

Dotterdarmvenen in blosse Darmvenenstämme verwandeln. Während dieses eigenthümlichen Wechsels im Ursprungsgebiet unseres Venensystems werden auch seine ausführenden Stämme wichtigen Veränderungen unterworfen. Wenn sie anfangs in ihren vordersten Abschnitten, namentlich in der Anlage des Venensackes und sogar im Uebergange zum freien Herzschlauche bloss als zwei getrennte primitive Gefässröhren erscheinen, so finden sich doch schon in jener ersten Zeit ihrer Entstehung etwas rückwärts neben der Wurzel der Leberanlage einige kleinere Gefässlichtungen statt der einen grossen (*Fig. 237—239. 253*). Diese Vermehrung der Dotterdarmvenen nimmt während ihrer weiteren Ausbildung zu, sodass zwei einfache Stämme derselben eigentlich nur ganz vorn und wegen der frühzeitigen Verschmelzung zum Venensacke nur kurze Zeit bestehen. Indem sich nun die Leberanlage gegen den übrigen Vordarm abzuschnüren beginnt, wobei ihre Wurzel, der primitive Lebergang mit der medianen unteren Aussackung der Gallenblasenanlage, sich abwärts zusammenzieht, rücken die über dieser Wurzel gelagerten Dotterdarmvenen gleichfalls hinab. Die eigentliche Leberanlage wächst dagegen vorwärts und aufwärts gegen den Perikardialsack aus, hebt also den Venensack und zieht zugleich ihre Wurzel vor, sodass sie gewissermassen zwischen diese Theile sich einfügt (*Taf. XVI, XXI Fig. 372*). Ferner verändert sich ihre blindsackartige Darmblattanlage sehr wesentlich. Wenn ihre Fläche anfangs ganz glatt und darauf mit flachen Buckeln sich dem Visceralblatte anlegte und daher nur im Verlaufe der Grenzeinschnürung gegen den Vordarm zur Bildung der Dotterdarmvenen geeignete Lücken unter dem Visceralblatte entstehen liess, so nimmt ihre Unebenheit allmählich so zu, dass die Buckeln in kolbige Auswüchse, diese aber durch mannigfache Verschmelzung in ein massiges Balkenwerk sich verwandeln, wobei die sackartige Grundlage zu dieser Umbildung verbraucht, in sie hineingezogen wird. Auf diese Weise schiebt sich in den Verlauf der in der Entwickelung begriffenen Dotterdarmvenen und zwar zwischen ihre Mündungen in den Venensack und ihre zur Seite der Gallenblasenanlage gelegenen hinteren Abschnitte allmählich eine von netzförmig verzweigten und verbundenen Zwischenräumen durchzogene Masse ein; und gerade so wie ein ähnliches Ineinandergreifen der Entwickelung eines Gefässverlaufs und eines drüsigen Organs die Stammvene zur Auflösung in ein die Urniere durchziehendes Gefässnetz brachte, verwandeln sich auch die Zwischenräume der Leber gleichsam in Folge einer Zerklüftung der noch unausgebildeten Dotterdarmvenen in ein vollständiges Gefässnetz, welches nur vorn mit dem Venensacke, rückwärts und

unten mit den noch intakten hinteren Abschnitten der Dotterdarmvenen kommunicirt. Ich mache noch besonders darauf aufmerksam, dass in der Leber anfangs ebenso wenig wie in der Urniere die Gefässanlagen vollkommen sind, das Blut vielmehr die Zwischenräume beinahe ganz ohne eigene Wandungen durchströmt (*Fig. 371*); diese entwickeln sich erst allmählich von den benachbarten Gefässen aus und unter direkter Betheiligung der embryonalen Blutzellen, welche ja als Dotterbildungszellen das interstitielle Bildungsgewebe überall ergänzen. Die Umbildung dieses einfachen kontinuirlichen Lebergefässnetzes in ein zu- und ein ausführendes Gefässsystem durch sekundäre Vorgänge, wie solche die einfache Gefässschlinge der Extremitätenanlage in die Gesammtheit ihrer Arterien, Venen und Kapillaren verwandeln, widerlegt hinlänglich die Auffassung, dass jene zwei Lebergefässsysteme von zwei getrennten Ursprüngen aus in die Lebermasse hineinwüchsen. Von den ausserhalb der Leber zurückgebliebenen Abschnitten der ursprünglichen Dotterdarmvenen sind nun die Mündungen in den Venensack als die ausführenden Lebervenen zu betrachten; die hinten in das Organ eintretenden Gefässe atrophiren auf der rechten Seite frühzeitig, links von der Gallenblase vereinigen sie sich aber zu einem Stamm, der Pfortader. Da die Pfortader ebenso wie ihre Anlagen innerhalb des Visceralblattes an der Hinterseite der Leber, also auch innerhalb der späteren Bauchhöhle liegt, die in der Leibeswand verlaufende Bauchvene aber erst durch die stets mit der Vorderfläche der Leber zusammenhängende Duplikatur des Parietalblattes an den Venensack gelangt, so kann von einem ursprünglichen Zusammenhange beider Gefässanlagen keine Rede sein. Nur die Mündungen der Bauchvenen und der Lebervenen in den Venensack sind anfangs insofern verbunden, als die erstere nach ihrem Durchbruch unter das Visceralblatt der Leber nicht weiter abgesondert erscheint sondern dort eigentlich mit den Mündungen aller übrigen Venenstämme zusammenfliesst (*Fig. 371*). Diese zuerst vermisste Absonderung des extraparietalen Verlaufs der Bauchvene vollzieht sich in der Folge ähnlich wie ich es von den Ductus Cuvieri beschrieb. Wenn aber diese innerhalb der Duplikatur des Parietalblattes in der ursprünglichen queren Richtung ausgezogen werden, so tritt dagegen die Bauchvene rückwärts aus derselben hervor, indem sie auf dem Wege durch die vordere Bauchwand und an der linken Seite der Leber bis zum Venensacke eine sie einschliessende und in die Bauchhöhle vorspringende Peritonealfalte abhebt. Nachdem aus der ursprünglichen Leberanlage ein linker Lappen zur Seite jener Falte hervorgewachsen ist, leitet dieselbe die Bauchvene durch den Einschnitt zwischen dem Mittelstück

und dem linken Lappen der Leber unter und vor letzterer zum Venensacke, verhält sich also bis auf die abweichende Lage der Vene — vor statt hinter der Leber — wie das Lg. suspensorium hepatis der Säuger. Auch geht die Bauchvene dort, wo sie die Leber streift, mit dem Gefässsystem derselben direkte und durch die Pfortader indirekte Verbindungen ein; dies geschicht aber erst sehr spät. Lange vorher ist sie mit einer Herzvene, welche in der Einschnürungsfurche zwischen der Kammer und dem Vorhofe entsteht und auf der rechten Seite sich unter den Venensack begibt, an der Mündung zusammengeflossen (*Fig. 379*). Diese gemeinsame Mündung der Bauch- und der Herzvene atrophirt indessen zur Zeit, wann weiter rückwärts und unten die Verbindung der ersteren mit der Pfortader zu Stande kommt und das Bauchvenenblut nicht mehr direkt zum Venensacke, sondern in das Pfortadersystem und in die Leber fliesst, in Folge dessen auch das Herzvenenblut in den gleichsam unbenutzten, der unteren Leberseite angeschmiegten vorderen Abschnitt der Bauchvene und dann gleichfalls in die Leber geleitet wird. Die so ausserordentlich abweichenden Verhältnisse des Pfortadersystems der Batrachier (vgl. Nr. 145, Nr. 80 II S. 233) entstehen also dadurch, dass in Folge der nachträglichen Verbindung der Bauchvene mit der Leber ihr vorderster Abschnitt unter Umkehrung seines früheren Blutstroms in eine Fortsetzung der Herzvene bis zur Leber verwandelt wird.

Wenn das Pfortadersystem der Batrachier sich aus mehreren getrennten Anlagen (Darm-, Herz-, Bauchvene) entwickelt, so zeigen die übrigen Venen des engeren visceralen Gebiets sehr viel einfachere Verhältnisse. Die Lungenvene sehe ich, noch bevor die Theilung des primitiven Vorhofs sich vollzogen hat, an der Decke des Venensacks in einer nach innen vorspringenden Leiste entstehen und an der Hintergrenze des Venensackes aufwärts zur Lungenwurzel ziehen (*Fig. 371. 372*). Ob diese Leiste eine Fortsetzung der hervorwachsenden Vorhofsscheidewand ist, habe ich nicht entscheiden können. Indem sich die Lungenvene darauf vom Venensacke nach aussen und oben abschnürt und anderseits in den linken Vorhof eröffnet, ist ihre Bildung vollendet. — Der von der Wirbelsäule zum Herzen niedersteigende vordere Abschnitt der Hohlvene entsteht ganz evident stromaufwärts (*Fig. 378—380. 359—362. 376. 377*). Ich werde im nächsten Kapitel auseinandersetzen, wie nach der Verschiebung der embryonalen Leberanlage auf die rechte Seite sie dort in beständigem Zusammenhange mit dem übrigen Vordarme bis zu dessen Gekröse rückwärts auswächst, sodass von ihrer Oberseite, welche unmittelbar an den Venensack

stösst, bis zur Gekrösewurzel eine besondere kontinuirliche Brücke hergestellt wird. Im Visceralblatte dieser Brücke entwickelt sich nun von der Hinterwand des Venensackes aus ein Gefäss, dessen Lichtung anfangs unter allmählicher Abnahme nur bis in die Nähe der Gekrösewurzel sich verfolgen lässt, und erst in der zweiten Larvenperiode die rechte Stammvene erreicht, worauf sie mit dem sich daranschliessenden unpaaren Abschnitte beider Stammvenen oder der hinteren Hohlvenenhälfte die ganze V. cava posterior konstituirt. Ihrer Mündung in den Venensack schliessen sich später die Lebervenen an.

Ueber die definitive Umbildung der embryonalen Blutzellen, deren Entstehung ich bereits beschrieben habe (S. 538) kann ich zu dem von früher her Bekannten nichts hinzufügen: während die Dotterplättchen in den Blutzellen allmählich schwinden, nehmen die Zellenleiber und Kerne ein homogenes, etwas opalisirendes Aussehen an, dann verlängern sie sich unter Abplattung von zwei entgegengesetzten Seiten und erhalten einen leichten gelblichen Schimmer. Diese fertigen gelben Blutzellen scheinen im Anfange der ersten Larvenperiode eine Zeit lang die einzigen Formelemente des Blutes zu sein; darauf erscheinen aber in demselben auch weisse Zellen, deren Ursprung ich aber erst im nächsten Kapitel erörtern kann.

Bevor ich das Blutsystem ganz verlasse, mögen hier noch einige Bemerkungen über die ersten Anfänge der Blutbewegung, des Kreislaufs, Platz finden. Die ersten Herzkontraktionen habe ich an den Unkenlarven nicht beobachten können; doch scheint es mir nach den direkten Beobachtungen Vogt's an der Geburtshelferkröte sicher zu sein, dass jene Bewegungen bei allen Batrachiern nicht später beginnen als bei Fischen und Vögeln, nämlich noch vor dem Eintritt wirklichen Blutes in das Herz (Vogt Nr. 26 S. 69, Nr. 123 S. 182. 185. 189, v. Baer Nr. 8 I S 31—34). Nur kann ich Vogt darin nicht beistimmen, dass die Herzkontraktionen die ausschliessliche Ursache jeder Blutbewegung seien. Zuerst rufen sie nur undulirende Bewegungen des serösen Inhalts des Herzens und der mit ihm gleich anfangs verbundenen Dotterdarmvenen (Venenschenkel aut.) hervor; dann beginnt aus den letzteren Blut ins Herz hineinzufliessen und seinen Lauf stets in derselben Richtung vom venösen zum arteriellen Ende und in die sich daran schliessenden Gefässstämme fortzusetzen. Nun kann schon jener nachträgliche Eintritt des Dotterblutes ins Herz weder durch die Herzkontraktionen noch durch den Anschluss der Körpergefässstämme verursacht werden; denn die ersteren bestehen schon stundenlang vor jenem Einströmen des Blutes und anderseits kann jener An-

schluss die Spannung des Herzinhalts nicht vermindern und dadurch auf das Blut gleichsam saugend wirken, da die primitiven Gefässanlagen nicht leere sondern ebenso gefüllte Räume sind wie das Herz. Und da ferner niemals ein Kreislauf des blossen Serums im Körper beobachtet wird, bevor nicht das Dotterblut oder wenigstens das Serum der Dotterdarmvenen in ihn einzufliessen begonnen hat, so kann auch die bestimmte Richtung jenes Umlaufs nicht ohne weiteres allein von den lange vorher thätigen Herzkontraktionen abhängig sein. Denken wir uns dagegen, dass die Spannung in den Dottergefässen in Folge der fortgesetzten endosmotischen Ansammlung von Interstitialflüssigkeit in den anfangs kompakten Blutinseln, der jene Gefässe ihre Entstehung verdanken (S. 538), allmählich über das Mass des Druckes gesteigert wird, unter welchem der Herzinhalt steht, so lässt sich daraus die vermisste Erklärung ohne Zwang ableiten. Einmal muss jene gesteigerte Spannung in den Dottergefässen eine Ausgleichung in den kontinuirlich mit ihnen verbundenen, aber unter geringerem Drucke stehenden Bluträumen, nämlich dem Herzen und den ihm bereits angeschlossenen Gefässen, suchen, folglich das Dotterblut allmählich in dieselben hineintreiben, was durch die Herzkontraktionen weder gefördert noch gehindert, sondern bloss rhythmisch geregelt werden kann. Und wenn die Spannung in den Körpergefässen durch das einströmende Blut momentan auch vergrössert würde, so muss sie doch bei dem beständigen Austritt des Blutes aus jenen Gefässen immer wieder unter das Mass derjenigen der Dottergefässe hinabgedrückt werden, welches durch den zunächst noch andauernden Ersatz des Abflusses sich relativ unverändert erhält. Die Dotterdarmvenen münden ferner von hinten her in das Herz, sodass ihr Blut in der Fortsetzung seiner ersten Strömung gegen das Vorderende des Herzens andringt und somit während des peripherisch getrennten Bestandes der Arterien und Venen in grösserer Masse in die Aortenbögen gelangen muss als in die Venenstämme, deren Mündungen theils gleich denen der Dotterdarmvenen nach vorn gerichtet, theils ihnen wenigstens nicht entgegengesetzt sind. Dass aber immerhin auch in die blind endigenden Venen Blut eindringt, sehe ich am deutlichsten am Mündungsstücke der Hohlvene, bevor es sich mit dem subvertebralen Nierentheile derselben verbunden hat. Sobald nun die peripherische Verbindung der Arterien und Venen hergestellt ist, kann kein nennenswerthes Blutquantum aus dem Herzen in die Venenstämme eindringen, weil alsdann eben jener durch die Arterien auf sie fortgepflanzte Hauptstoss des Herzblutes stärker ist als der vom Venensacke her rückwärts auf sie ausgeübte Druck des an ihren Mündungen

vorüberströmenden Dotterblutes, und folglich das Venenblut, wenngleich es früher unmittelbar aus dem Herzen kam, allmählich umgekehrt in dasselbe zurückströmen muss. Dieser venöse Blutstrom kann natürlich anfangs nur sehr schwach sein, weil die Stosskraft des Aortenblutes im Verlaufe des Arteriensystems durch den Blutaustritt abgeschwächt wird, und anderseits das mit Dotterblut gespeiste Herz nicht zugleich einen der in die Aortenbögen abgegebenen Blutmasse entsprechenden Venenstrom aufnehmen kann. Wir werden durch diese Ueberlegung vielmehr zu der weiteren Folgerung gedrängt, dass das Venenblut nach seinen ersten Oscillationen nur in dem Masse einen centripetalen Strom einleiten kann, als der Zufluss des eigentlichen Dotterblutes sich erschöpft, und die Dotterdarmvenen mehr und mehr mit aus dem Körper zurückkehrendem Blute gefüllt werden. Und als Ersatz des in die Gewebe und Organe entlassenen Blutes schiebt sich der Zufluss der Lymphgefässe in die Venen allmählich in den allgemeinen Kreislauf ein, sodass das quantitative Gleichgewicht in dem das Herz verlassenden und es wieder füllenden Blute erhalten bleibt (vgl. S. 515). Da jedoch, wie ich eben erwähnte, die Produktion des Dotterblutes nach nicht sehr langer Zeit abnimmt, so würde damit die Triebkraft der fortdauernden Blutbewegung versiegen, wenn nicht alsdann die von hinten nach vorn fortschreitenden Herzkontraktionen bereits vollkommen ausgebildet wären und jene Bewegung im Gange erhielten. Die Drucksteigerung des Dotterblutes kann also nur die Bedeutung haben, dasselbe in den Körper einzuführen und dadurch in Folge der ihm durch die morphologische Entwickelung vorgeschriebenen Bahnen einen bestimmten Kreislauf einzuleiten, während die Erhaltung dieses Zustandes auch nur von einer konstanten Bewegungsursache abhängen kann, eben den Herzkontraktionen, welche dagegen für sich allein den ersten und bestimmt gerichteten Blutstrom nicht zu erzeugen vermögen. — Sowie nun die wenigstens ihrem Wesen nach primäre Bewegungsursache allmählich zurücktritt, so muss auch die sekundäre mit langsamer Steigerung stellvertretend eingreifen, sodass man annehmen darf, dass eine normale Entwickelung der Blutcirkulation ein genau abgewogenes Wechselverhältniss beider Thätigkeiten nicht entbehren könne. Dann wäre aber auch die Auffassung wenig befriedigend, dass die beiderlei Ursachen der Blutbewegung sich unabhängig von einander entwickelten, folglich die bestimmt geregelte Herzthätigkeit lediglich von lokalen histiologischen Prädispositionen abhinge, welche mit der Bildung der Dottergefässe natürlich in keine direkte ursächliche Beziehung gebracht werden könnten, obgleich die Erfolge beider Vorgänge

stets in derselben Weise unmittelbar zusammentreffen. Ich halte daher folgenden Zusammenhang der Erscheinungen nicht für unwahrscheinlich. Die centripetale Blutströmung bringt zuerst nothwendigerweise bloss das Serum der Dotterdarmvenen ins Herz, ehe dasselbe sich mit den Blutzellen der Dottergefässe füllen kann; dies stimmt auch mit den Beobachtungen v. Baer's, welcher beim Hühnchen zuerst die Bewegungen des Herzens, dann das Serum aus den Gefässen des Fruchthofes und zuletzt das rothe Blut des Gefässhofes in das Herz fliessen sah (a. a. O.). Da aber eine langsame Strömung des farblosen Serums jedenfalls schwerer zu erkennen ist als die Herzbewegung, so steht der Annahme nichts im Wege, dass jene Strömung schon vor der letzteren, nur unmerklich beginnt, und dass die ersten wurmförmigen Bewegungen des Herzens nur Auslösungen des Reizes sind, welchen die durch jene unmerkliche Zufuhr sich steigernde Spannung des Herzinhalts auf die Herzwand ausübt. Unter dieser Voraussetzung erscheint es ganz natürlich, dass auch schon jene ersten Herzbewegungen dem Verlaufe der bezeichneten Steigerung oder langsamen Strömung folgen, d. h. vom Venenende des noch geschlossenen Herzens zum arteriellen fortschreiten, um durch die von v. Baer zuerst beobachtete zurückschlagende Welle der Herzflüssigkeit zur fortgesetzten Wiederholung dieses Spiels veranlasst zu werden, bis der durchgehende Blutstrom ihrer Thätigkeit wesentlichere Erfolge sichert. Erst bei einer solchen Auffassung ergibt sich ein einheitlicher Kausalzusammenhang von Blutbildung und Blutbewegung: nicht die Herzkontraktionen sind es, welche spontan und doch in auffallender Uebereinstimmung mit der gleichzeitigen Blutbildung und den vorher angelegten Bahnen den Kreislauf hervorrufen, sondern die Blutbildung selbst treibt nothwendig das von ihr bereitete Fluidum in und durch den Körper, wobei es beim Eintritt in die vorgeschriebenen Bahnen auch gleich die Muskelaktionen hervorreizt, und regelt welche nach dem Versiegen jener lebendigen Blutquelle seinen ferneren Umlauf unterhalten sollen. Und wenn ich früher andeutete, dass die Bildung des Blutes und der entfernt davon für seinen künftigen Lauf vorbereiteten Gefässe auf eine gemeinsame Ursache, nämlich den Uebertritt der allgemeinen Interstitialflüssigkeit aus der Darmhöhle in das Bildungsgewebe und die Dotterzellenmasse, dieser Vorgang aber ebenso wie die einzelne Gefässbildung auf die ganze morphologische Entwickelung zurückgeführt werden müssten (S. 494. 495. 500—503. 569), so erscheint die Behauptung nicht mehr als lediglich unerweisbare Hypothese, dass die gesammte anatomisch-physiologische Einrichtung des Gefässsystems eine nothwendige Folge des ursprünglichen individuellen Formgesetzes sei, in dem Sinne wie ich dasselbe

definirt habe (S. 570 u. flg.). Es ist eben die konservirende plastische Thätigkeit des den ganzen Organismus durchströmenden Blutes nicht der Ausdruck eines unfassbaren „formbildenden Princips", sondern stellt im ganzen nur eine von den Metamorphosen jener ursprünglich so einfachen, aber gesetzmässig geregelten Bewegung der organischen Entwickelung dar, so wie im einzelnen die überwiegende Spannung des Dotterblutes gewissermassen in die ersten Muskelaktionen des Herzens übertragen wird.

4. Die Lymphgefässstämme.

Von den primären Gefässanlagen ist nur noch diejenige des subvertebralen Lymphgefässstammes nicht zur Sprache gekommen, welcher allerdings zu den erst im nächsten Abschnitte zu betrachtenden Erzeugnissen des Darmblattes gehört, aber wegen seiner nahen Beziehungen zu den Blutgefässen hier abgehandelt werden soll, nachdem die Entwickelung des übrigen Lymphgefässsystems bereits früher mitgetheilt wurde (S. 513—516. 524). Ich habe nämlich den Schwanzdarm ganz bestimmt als die Anlage des den Schwanz durchziehenden, zwischen der Schwanzaorta und der unteren Schwanzvene gelegenen Lymphgefässstammes erkannt. Er ist eine röhrenförmige, enge aber dickwandige Fortsetzung der Darmanlage des Rumpfes, welche an der Schwanzwurzel gerade über der Vereinigung der Urnierengänge vom Hinterdarme ausgeht und ebendaselbst von den beiden Stammvenen nach hinten und unten umgriffen wird, sodass deren Fortsetzung oder die untere Schwanzvene unter den Schwanzdarm zu liegen kommt (*Taf. XIII. Fig. 242—245, Taf. XXI Fig. 372. 377*). Dieser wird mit der zunehmenden Länge des Schwanzes immer dünner, sodass seine Lichtung nur an seiner Wurzel deutlich bleibt, und löst sich gegen den Ausgang der ersten Larvenperiode vom Hinterdarme vollständig ab, worauf seine Wurzel zwischen den Enden der beiden Stammvenen oder im späteren hinteren Winkel ihres rautenförmigen Verlaufs gleichsam eingeklemmt zurückbleibt. Während alsdann die Dotterschmelzung in den Zellen des nunmehr soliden Schwanzdarms durch helle Umbildungskugeln eingeleitet wird, platten sich die peripherischen Elemente ab und verbinden sich zu dem Gefüge einer Gefässwand, wogegen die wenigen centralen Zellen rund bleiben und nach der Ansammlung von einiger Interstitialflüssigkeit zwischen ihnen zu einem blutähnlichen Inhalte des auf diese Weise entstandenen Kanals, eben des kaudalen Lympfgefässstammes werden. Diese spärlichen ersten Lymphzellen verschwinden sehr bald aus dem Gefässe und beweisen dadurch,

dass sein zwischen die Stammvenen eingeklemmtes Vorderende mit demselben bereits sich in Verbindung gesetzt und die Lymphflüssigkeit auf diesem Wege ihren ersten Abfluss in die Venen gefunden hat. Ob man damit zugleich die Entwickelung der hinteren Lymphherzen der Batrachier in Verbindung bringen dürfe, müssen spätere Untersuchungen lehren. — Nach dem Angeführten muss die Frage ganz natürlich erscheinen, ob denn nur der bei den Anuren zudem so bald verschwindende Schwanz eine morphologische Anlage für das Lymphgefässsystem besitze und dem Rumpfe eine solche vollständig fehle? Nach den Erfahrungen am Schwanzdarme sollte der Axenstrang des Darmblattes als eine solche Anlage bezeichnet werden dürfen (S. 270); wenigstens spricht dafür seine Abstammung vom Darmblatte, seine strangartige Form und die ganz in derselben Weise wie am Schwanzdarme auftretende Dotterschmelzung in seinen Zellen (*Taf. XI Fig. 197*). Und wenn man ihn zwischen Wirbelsaite und Aorta eingezwängt allmählich sich abplatten und über die ganze Oberseite dieses Gefässes sich ausbreiten, anderseits den die Aorta später einscheidenden Lymphraum sie noch während der Metamorphose nur oben und seitlich umgeben sieht, so gewinnt die Vermuthung an Wahrscheinlichkeit, dass der Axenstrang eben in jenen Lymphraum übergehe (*Taf. IX Fig. 180, Taf. XI Fig. 198*). Dennoch muss ich diese Annahme aufgeben, weil es mir nicht nur nicht gelang, die Kontinuität beider Bildungen nachzuweisen, sondern ich mich von der Atrophie und dem Schwunde des Axenstranges im Anfange der zweiten Larvenperiode überzeugt zu haben glaube. Sein vorderer Abschnitt zeigt übrigens während seines intakten Bestandes noch eine besondere Entwickelung. An medianen Durchschnitten erkennt man nämlich über dem Vordarme unzweifelhafte, abwärts gerichtete Auswüchse jenes Stranges, welche scheinbar alle in die Aortenlichtung vordringen und zum Theil dieselbe durchsetzend das darunter liegende Bildungsgewebe erreichen (*Fig. 372*); an Querdurchschnitten fand ich eine häufige Bestätigung dieses Befundes, insoweit die Aorta von den Auswüchsen nur eingedrückt, nicht völlig durchsetzt wird. Weiter habe ich diese Bildungen nicht verfolgt, doch ist es nicht unmöglich, dass dieser Theil des Axenstranges, welchen letzteren ich nebst dem Schwanzdarme in Forellenembryonen wiederfinde, ähnlich dem Hirnanhange als vererbter Rest eines vollkommeneren Organs in irgend einem unscheinbaren Gebilde erhalten bleibt.

Von wirklichen Beobachtungen über die erste Bildung des Batrachierherzens kann ich in den früheren Entwickelungsgeschichten nichts entdecken. Reichert beschränkt sich auf die Bemerkung, dass es aus dem vorspringendem Vorderende der Dotterzellenmasse hervorgehe (vgl. S. 193), was ich wohl nicht näher zu widerlegen brauche. Bei Remak findet sich nur eine Angabe über die Perikardialhöhle: die kanalförmigen Anlagen der Bauchhöhle zu beiden Seiten der Wirbelsäule liessen sich vorn von dem hinten eingeschnürten Rande der Schlundhöhle bis zu deren Bauchfläche verfolgen und vereinigten sich dort „oberhalb der Leberanlage“ zur Perikardialhöhle (No. 40 S. 156). Dass diese Höhle kontinuirlich mit der der Bauchhöhle zusammenhänge, ist gewiss richtig; die sehr ungenaue nähere Ausführung dieses Zusammenhangs lässt aber deutlich genug erkennen, dass Remak die am Hühnchen gewonnenen Resultate auch auf die Batrachier glaubte übertragen zu können. v. Bambecke bezeichnet die Lage der Herzanlage, vor der Leberanlage, ganz richtig, hat aber offenbar sie selbst nicht gesehen, da er sie als cylindrische Verdickung der Seitenplatte beschreibt (No. 63 S. 55). Erst in dem Beitrage, den Oellacher zur Entwickelungsgeschichte des Batrachierherzens lieferte (No. 73), finde ich einige Momente derselben genauer beschrieben; nur hat Oellacher dabei, scheinbar ohne es zu wissen, im allgemeinen das wiederholt, was ich zwei Jahre vorher in derselben Zeitschrift veröffentlicht hatte (No. 64 S. 112), dass nämlich das Batrachierherz durch eine Ausbuchtung des Visceralblattes unter der Schlundhöhle und eine darauf folgende Abschnürung des ausgebuchteten Stückes entstehe. Ich kann dies sowie die schon damals von mir gegebene Erklärung über den Kausalzusammenhang dieses Vorgangs durch die ausführlichere Darstellung in diesem Kapitel bestätigen, wogegen die Erklärung Oellacher's, dass die Perikardialhöhle durch die Ausstülpung des Herzschlauches hervorgerufen werde, gerade so wie die Lungen die Blätter der Seitenplatte auseinanderdrängend die Pleurahöhlen bilden, nur möglich erscheint, weil Oellacher die erste Entwickelung beider Organe gar nicht kannte. Die Anlage des Endokardialepithels hat er dagegen in dem noch offenen Herzschlauche richtig wiedergegeben, wenngleich er sie nicht sicher zu deuten wusste; die Anwesenheit der freien Zellenmassen in der Perikardialhöhle, welche vermuthungsweise mit der Bildung des Perikardiums in Zusammenhang gebracht werden, ist lediglich auf beschädigte Präparate zu beziehen.

Die Litteratur über die Entwickelung des Teleostierherzens hat Kupffer so eingehend und übersichtlich zusammengestellt (No. 105 S. 255

und flg.), dass ich um so eher auf eine Wiederholung verzichten kann, als erst Kupffer selbst jenen Vorgang auf bestimmte Umbildungen des mittleren Keimblattes bezogen und jedenfalls richtiger dargestellt hat als Vogt, Lereboullet und Aubert. Kupffer sieht zuerst den künftigen Herzbeutel aus einer Spaltung des mittleren Keimblattes unter der Kopfregion entstehen; diese Spalte erweitere sich zu einer Blase, aus deren oberer Wand darauf eine konische Zellenwucherung als Anlage des Herzens hinabwachse, welche den Boden des Perikardialsackes erreiche und mit ihm sich verbinde, sodass ihre nachträglich gebildete Höhle in den Raum unter dem Perikardialsacke oder den Venensack münde (No. 105 S. 239. 254. 255). Zutreffend an dieser Darstellung ist, dass die Perikardialhöhle aus einer Spaltung des mittleren Keimblattes (Seitenplatte) und früher sich entwickelt als das Herz; dies hängt aber nicht etwa so zusammen, dass das von einer Seite zur anderen kontinuirliche mittlere Keimblatt sich ebenso kontinuirlich spaltete und das Herz von der Decke dieses Spaltraumes frei in denselben hineinwüchse. Die Perikardialhöhle der Fische wird vielmehr, wie ich es zuerst angedeutet (No. 102) und darauf Oellacher beschrieben (No. 107 S. 69. 84), in den beiderseitigen noch getrennten Seitenplatten paarig angelegt, und erst durch die Verschmelzung dieser medianwärts unter den Kopfdarm auswachsenden Platten (Perikardialplatten Oellacher) in einen einheitlichen Raum verwandelt. Dieser Vorgang in den Forellenembryonen ist der nämliche, welcher von den Amnioten schon längst als „Abschnürung" des Darmkanals bekannt ist, wobei das Visceralblatt mit dem anliegenden Darmblatte oder die künftige Darmwand ein- und abwärts eine Falte schlägt (Darmschlussfalte) und die beiderseitigen Falten unter der Darmlichtung in einer medianen Naht sich verbinden, von welcher die unbenutzten unteren Faltentheile sich als kontinuirliche Schicht ablösen und auf dem Dotter zurückbleiben. Oellacher hat aber diese Uebereinstimmung der Teleostier mit den Amnioten nicht erkannt, weil für ihn das Darmblatt sich gar nicht blattförmig umbildet, sondern als solide dicke Zellenmasse unter der Wirbelsaite liegend von den Visceralblattfalten umwachsen wird (vgl. S. 268). In Folge dessen sieht er auch die Herzanlage in einer kompakten Zellenmasse, welche von den Kopfplatten (Segmente, Kiemenbögen) her zwischen jener Darmanlage und den Perikardialplatten (Visceralblatt) hinabwachse und zwischen der ersteren und dem Dotter liegen bleibe, sodass sie die mediane Vereinigung der Perikardialplatten verhindert, aus denen nur der äussere Perikardialüberzug hervorgehe (No. 107 S. 81—86). Auf die Batrachier bezogen würde dies etwa so viel

heissen, dass die Innenmasse der Kiemenbögen zwischen die ventralen Falten der Seitenplatte hineinwüchse und dort das Herz bildete. Wenn also diese Darstellung OELLACHER's schon mit seinen eigenen Beobachtungen an der Kröte in offenem Widerspruche steht, so habe ich sie auch direkt als vollständig verfehlte nachweisen können. Ich finde nämlich die Herzbildung der Knochenfische und Batrachier im wesentlichen durchaus übereinstimmend, und die nicht unbedeutenden Unterschiede in der äusseren Erscheinung nur in nebensächlichen Grössendifferenzen ihrer verschiedenen Embryonal- und Eitheile begründet. Denken wir uns den Nahrungsdotter der jüngsten Batrachierembryonen (*Taf. II Fig. 34—36*) in dem Masse vergrössert, dass er immer in Verbindung mit dem Darmblatte bis unter den Kopfdarm reichte, so würde das Darmblatt des letzteren zwischen den weit auseinandergezogenen Falten der Seitenplatte fortlaufend auf den Dotter übergehen wie bei den Teleostiern und Amnioten; in Ermangelung dieser Ausdehnung des Dotters schlägt sich bei den Batrachiern das Darmblatt nur sackförmig zwischen die Seitenhälften der Seitenplatte ein (*Taf. VI Fig. 111*, *Taf. VII Fig. 132 - 134*). Bei der folgenden Abschnürung des Darmkanals der Teleostier wird nun das gesammte Darmblatt in den Darmkanal zusammengeschoben und eingeschlossen, sowie es auch bei den Batrachiern geschieht; doch erfolgt dies in der Kopfregion nur ausserhalb der eigentlichen Herzanlage in der geschilderten Weise. Diese Anlage stellt in beiden Thierformen im Grunde genommen eine Unterbrechung der Darmnaht in schräger (Batrachier) oder senkrechter Richtung (Teleostier) vor, worauf sich mein Vergleich dieser Anlage mit einem Darmnabel bezieht (Nr. 102). Man überzeugt sich davon leicht, wenn man Durchschnitte untersucht, welche mit der Längsaxe der Herzanlage zusammenfallen (*Taf. XIV Fig. 249. 250*): es lässt sich die letztere stets auf den Raum zwischen den nicht zur Vereinigung gekommenen Darmschlussfalten zurückführen. Ergänzen wir an den eben citirten Abbildungen das aufgekrümmte Vorderende der Herzanlage (*Taf. VII Fig. 133, Taf. XIII Fig. 226*), so versteht sich erstens, dass das Visceralblatt des Herzschlauches eine nabelförmige Verbindung zwischen der Decke und der Hinterwand des Perikardialsackes bildet, und ferner, dass das Darmblatt, indem es sich in den Darmkanal hinaufzieht, eine Auskleidung jener Nabelröhre zurücklässt, welche mit dem Venensacke in Verbindung tritt. Gerade dasselbe geschieht bei den Teleostiern, mit dem unwesentlichen Unterschiede, dass ihre hintere Perikardialwand anfangs noch gewissermassen im Boden der Perikardialhöhle liegt (vgl. Nr. 105 Fig. 32);

das die Darmschlussfalten auskleidende Darmblatt bleibt, während es sich darüber zum Epithelialschlauche des Schlundes abschliesst, in der Nabelröhre des Herzens als eben solcher Schlauch (Endokardialepithel) zurück, und diese Bildung ist offenbar in geschrumpftem Zustande OELLACHER als eine kompakte Anlage des ganzen Herzens mit Ausnahme des Perikardialüberzugs erschienen. Um aber die Uebereinstimmung zwischen Teleostiern und Batrachiern vollständig übersehen zu lassen, müsste noch hinzugefügt werden, dass der Venensack der Teleostier unter dem Perikardialsacke rückwärts an den Darmblattumschlag stösst, welcher den Vorderrand des Darmnabels überzieht und die noch indifferente Leberanlage darstellt; die spätere Zusammenziehung dieser Theile bringt auch den Herzschlauch der Teleostier in die definitive annähernd horizontale Lage.

Bei den Vögeln und Säugern ist die Herzbildung noch leichter als bei den Teleostiern mit derjenigen der Batrachier in Uebereinstimmung zu bringen. Denn nicht nur besteht sie ebenfalls wesentlich in einer Lücke, welche zwischen den sich verbindenden Darmschlussfalten der Schlundgegend in schräger Richtung zurückbleibt, und bis auf die Enden durch das Visceralblatt oben und unten vollkommen röhrig abgeschlossen wird, sondern es lässt sich auch sofort erkennen, dass das hintere Venenende des Schlauches an dem zur Leberbildung bestimmten Umschlage der ventralen Vordarmwand oder dem Vorderrande des Darmnabels in die zwei sogenannten Venenschenkel übergeht, welche jene Umschlagsfalte umgreifend in die Vv. omphalo-mesentericae sich fortsetzen. Daran knüpft sich auch gleich die Besonderheit der Herzbildung bei den Amnioten. Sowie die primitiven Gefässschläuche der Dotterdarmvenen bei den Batrachiern bis in das Herz hinein getrennt verlaufen, ist diese Bildung bei den Amnioten noch weiter fortgesetzt, da auch der Endokardialsack in den noch getrennten Darmschlussfalten paarig vorgebildet ist, sodass diese paarige Herzanlage erst nach dem erfolgten Darmschlusse zu einem einfachen Schlauche zusammenfliesst. Diese paarigen Endokardialschläuche liegen bei den Vögeln sehr flach zwischen Visceral- und Darmblatt, bei den Säugethieren stülpen sie aber das erstere schon frühzeitig gegen die Perikardialhöhle aus, sodass diese Bildung als eine vollständige Herzhälfte angesehen werden kann. Bei den Vögeln blieb mir der Ursprung des Endokardialschlauches (Endokardialepithel) zweifelhaft; bei jungen Kaninchenembryonen sah ich aber das Darmblatt sehr deutlich in das Innere der genannten Herzhälften hineingezogen und mit dem Endokardialsack in Zusammenhang, sodass ich den letzteren

ebenso wie bei den Batrachiern und Fischen für ein Erzeugniss des Darmblattes halten möchte. Der Unterschied aller dieser Herzbildungen bestände also nur in der äusseren Erscheinung, indem die Ausbuchtung der für den Herzschlauch bestimmten Abschnitte der Darmschlussfalten gegen die Perikardialhöhle bei den Teleostiern ganz unmerklich erst nach vollzogener Herzbildung, bei den Batrachiern während derselben und bei den Säugethieren sogar schon vorher erfolgt. — Die geschilderte Doppelanlage des Vogelherzens finde ich zuerst bei His beschrieben (Nr. 109 S. 84. 85), wobei nur seine schon früher erwähnte falsche Deutung der Seitenplatten in der Herzgegend die ganze Darstellung empfindlich schädigt (vgl. Nr. 121 S. 190). His läugnet nämlich den kontinuirlichen Zusammenhang der Perikardial- und Bauchhöhle und überhaupt die Anwesenheit des Visceralblattes in der Herzgegend, wodurch natürlich die Möglichkeit eines Vergleichs mit meiner Darstellung ausgeschlossen ist. Auch die Angabe, dass der Endokardialschlauch vom „Nebenkeim" abstamme, muss ich, selbst wenn man darunter das interstitielle Bildungsgewebe versteht, nach den eben mitgetheilten Beobachtungen an den Embryonen der übrigen Wirbelthiere, insbesondere der Kaninchen, beanstanden. Mit meinen eigenen Beobachtungen am Hühnchen stimmen noch am meisten die von Balfour gegebenen Abbildungen der Herzanlage desselben Thiers überein (Nr. 146). In einer Anmerkung erwähnt His, dass Hensen dieselbe doppelte Herzanlage in Kaninchenembryonen gefunden habe (a. a. O.).

Es ist freilich nicht leicht, ohne die betreffenden Abbildungen die Uebereinstimmung in der Herzentwicklung aller Wirbelthiere auseinanderzusetzen; in der Hoffnung, dass mir ein solcher Nachweis wenigstens in den wichtigeren Punkten gelungen ist, will ich daran eine allgemeinere Betrachtung über die Entstehung des Herzens anknüpfen. — In allen genannten Wirbelabtheilungen ist der Endokardialsack, weil er sich kontinuirlich in die primitiven Gefässwände der Aortenbögen und Dottervenen fortsetzt, und aus einer ganz lockeren, durchbrochenen Haut besteht, jenen Gefässen gleich zu achten. Der abweichende Ursprung kann desswegen von keiner Bedeutung sein, weil es sich um eine histiologische Entwickelungserscheinung in dem früher erörterten Sinne handelt, und zwar um interstitielles Bildungsgewebe, welches sich ebenso im oberen Keimblatte, im Centralnervensysteme und der Netzhaut, wie im mittleren Keimblatte entwickelt, ohne dass wir die Bindesubstanzen der verschiedenen Organe principiell zu scheiden vermöchten (S. 560 u. flg.). Die äussere Umhüllung des Endokardialsackes oder die Masse der Herzwand ist

ebenfalls in histiogenetischer Beziehung von der sekundären Gefässwand der grossen Arterien und Venen nicht unterschieden, besonders wenn wir dem perikardialen Ueberzuge den peritonealen der stärkeren Gekrösegefässe und der Pfortader gegenüberstellen. Kurz, wir könnten das Herz einfach als Verschmelzungsprodukt zweier Hauptgefässe betrachten, wenn nicht sein Visceralblatt in unzweifelhaft primär-morphologischer Weise an seiner Bildung betheiligt wäre und es dadurch von den lediglich sekundär-morphologischen oder gar atypischen Bildungen des Gefässsystems schiede. Diesen Konflikt kann nun gerade die Betrachtung des Säugethierherzens am meisten ausgleichen helfen. Die primär-morphologische Bildung desselben erscheint ganz offenbar als unmittelbare Fortsetzung der sekundär-morphologischen Dotterdarmvenen, diese als der Zusammenfluss der im einzelnen völlig atypischen Dottergefässe; und der Grund dieses verschiedenen Formwerthes ist auch nicht schwer zu erkennen. Die Dottergefässe verlaufen atypisch, weil sie dem direkten formbildenden Einflusse der Embryonalanlagen vollständig entzogen sind; ihr Zusammenfluss wird aber durch die schon vorher angelegten Dotterdarmvenen bestimmt, welche bereits in unmittelbarer Anpassung an jene morphologischen Grundlagen des Embryo entstehen; in der Herzanlage endlich sind die gesetzlichen Formbedingungen, wenn ich so sagen darf, dermassen koncentrirt, dass eine von den formbedingenden Embryonalanlagen, das Visceralblatt, gleich in toto in die betreffende Blutraumbildung hineingezogen wird und derselben dadurch den Charakter eines ebensolchen Entwickelungsproduktes verleiht, wie es etwa eine andere Faltenbildung des Visceralblattes z. B. die Urniere ist. Ferner lehrt uns aber die Entwickelungsgeschichte des Gefässsystems der Wirbelthiere, dass, sowie in ihm die verschiedenen Stufen des Formwerths nebeneinander vorkommen, jede derselben in ihrer besonderen Entwickelung tiefere Stufen durchläuft. Am Herzen ist der Endokardialsack als einfache primitive Gefässröhre früher angelegt und vollendet als die primär-morphologische Visceralblattröhre; diese primitiven Gefässröhren besitzen anfangs, bevor ein Theil von ihnen sich mit verschiedenen Aussenschichten umgibt, sämmtlich den Bau von Kapillaren, welche eigentlich nur eine besondere Gewebsform darstellen, und entstehen aus einer Reihe von hinter- und nebeneinanderliegenden, an sich zunächst formlosen Lücken des interstitiellen Bildungsgewebes, welche erst allmählich in der kürzeren oder queren Richtung zu einer einzigen Lichtung, in der Längsrichtung zu einem fortlaufenden Kanale

zusammenfliessen.* Dieses Lückensystem des interstitiellen Bildungsgewebes, welches im Saftkanalsystem des entwickelten Organismus erhalten und als Zwischenglied zwischen Blut- und Lymphgefässsystem in den allgemeinen Kreislauf eingeschoben ist, stellt gewissermassen die niederste Bildungsstufe seiner Leitungen dar (vgl. S. 524. 525), da an ihm von einem eigenen Formbestande selbst im Sinne eines Gewebes nicht mehr die Rede sein kann. Da nun kein anderes Organsystem diesen Uebergang und Zusammenhang ganz analoger, aber durch alle Grade des Formwerths verschiedener Theile zeigt, so darf auch gerade in dieser Betrachtung ein nicht unwichtiger Fingerzeig erkannt werden, wie in der phylogenetischen Entwickelungsreihe eine atypische histiologische Bildung (primitive Gefässröhren) sich erst aus einem partiellen Formverhältniss eines allgemeinen Gewebes (Lückensystem) herauszulösen und weiterhin in eine primär-morphologische Bildung (Herz) sich zu verwandeln vermag. Es läuft eben diese Entwickelungsreihe dem Fortschritte der morphologischen Gliederung parallel, sodass mit den niedersten Stufen derselben auch ein regelloses Lückensystem des Körpers zusammenfällt, und während der sich steigernden Ausbildung des Formgesetzes auch immer mehr gesonderte Bahnen entwickelt werden, bis endlich ein bestimmter Abschnitt derselben sogar als primär-morphologische Bildung auftritt. Wir dürfen daher in jenem blossen Interstitialsystem den thatsächlichen phylogenetischen Ausgangspunkt für die allmähliche Entstehung des höchstentwickelten Kreislaufes anerkennen. Um uns aber nicht gleich in schematische Deduktionen zu verlieren, wird der Hinweis darauf nicht überflüssig sein, dass der angedeutete Entwickelungsverlauf nur im allgemeinen jene Stufenleiter durchläuft, nicht aber regelloses Lückensystem, atypische Kapillaren, typische Gefässe, Herz, nothwendig in dieser Reihenfolge auftreten. Im Gegentheil scheinen die ersten wirklichen Gefässe überall gerade einige typische Stämme, die sekundären und kapillaren Gefässnetze dagegen eine Begleiterscheinung erst höher entwickelter Gefässsysteme zu sein. Meine Absicht war es auch nicht, eine fertige „Stammesgeschichte“ des Gefässsystems anzudeuten, sondern, was mir viel wichtiger scheint, nachzuweisen, dass formgesetzliche Bildungen ganz allgemein aus histiologischen und atypischen sich allmählich entwickeln, und dass dieser

* Ich muss nachträglich berichten, dass ich diese zuerst von den Batrachiern und Fischen angeführte Erscheinung (S. 499 539) auch an der Aortenanlage junger Kaninchenembryonen, und zwar womöglich noch charakteristischer gesehen habe; sie besteht aus einem an den aufeinanderfolgenden Querdurchschnitten wechselnden Komplex von grossen und kleinen Lichtungen, einem wahren Lückensystem.

Vorgang in der fortschreitenden Gliederung des Formgesetzes der individuellen Entwickelung begründet ist.

Bezüglich des Verlaufs, der Verbindungen und Umbildungen der einzelnen Gefässanlagen verschiedener Wirbelthiere, besitze ich zu wenige eigene Erfahrungen, um eine vollständige Vergleichung durchführen zu können; doch dürften dieselben genügen um zu zeigen, wie abhängig diese sekundär-morphologischen Bildungen von ihren Formbedingungen, nämlich in erster Reihe nicht von den allgemein-typischen, sondern gerade von den besonderen Lagebeziehungen der Organe abhängig sind, welche in den bei verschiedenen Formen desselben Typus vielfach wechselnden Dimensionen begründet sind und die Unbeständigkeit und die vielen Anomalien der Gefässe, vornehmlich aber die Schwierigkeit, ihre allgemeinen Homologien festzustellen, erklären. — Gehen wir vom arteriellen Gefässsystem aus, so bieten schon die Aortenbögen Belege dafür.* Für die Karpfen gibt v. Baer sieben ursprüngliche Aortenbögen an, von denen der erste vor der ersten Schlundfalte im „Unterkiefer", d. h. der gemeinsamen Anlage des Unterkiefer- und Zungenbeinbogens (vgl. Nr. 8 II S. 300), der zweite hinter jener Spalte oder im künftigen ersten Kiemenbogen, der sechste und siebente beide hinter der fünften und letzten Spalte verlaufen; jener erste Gefässbogen schwinde bald bis auf den oberen Theil, aus dem die Carotis und die Kiemendeckelarterie hervorgehen (a. a. O., Nr. 147, S. 27). Vogt lässt den ersten Aortenbogen der Salmoniden am Zungenbeinbogen, die übrigen, mit Ausnahme des nicht beobachteten siebenten Bogens, ebenso verlaufen wie es v. Baer beschrieb; der zuerst allein bestehende erste Bogen entsendet bereits eine Carotis (Nr. 123 S. 226). Ich kann diese Angaben für den Forellenembryo bestätigen und muss daher hervorheben, dass der Unterkieferbogen kein besonderes Verbindungsgefäss vom Herzen zur Aortenbahn enthält und dass folglich der erste Aortenbogen nicht vor sondern hinter der bisher vollständig übersehenen ersten Schlundspalte liegt (vgl. S. 734). Die Aortenbögen der Teleostier fangen also erst im Zungenbeinbogen an, wo die Batrachier allerdings auch einen Verbindungsbogen, aber nicht zur Aortenwurzel sondern zum cerebralen Gefässbogen besitzen. Bei den Amnioten scheinen dagegen alle sogenannten Visceralbögen des Kopfes eigene Aortenbögen zu entwickeln, deren Blut direkt in die Aortenwurzeln fliesst. Da nun der erste Aortenbogen in der dorsalen Kopfhälfte den

* Da die Entwickelung der Aortenbögen ganz allgemein so geschildert wird, als wüchsen sie aus dem Herzen hervor, so mache ich darauf aufmerksam, dass sie wenigstens bei den Batrachiern und Fischen ganz unabhängig vom Herzen in den Schlundbögen entstehen.

umgekehrten Weg wie der Karotisstamm der Batrachier beschreibt, so ersetzt er gewissermassen den bei diesen Thieren so frühzeitig angelegten, bei den Amnioten dagegen erst viel später erscheinenden cerebralen Gefässbogen; wenn er aber zu dieser Bahn durch die besonderen Formbedingungen des embryonalen Amniotenkopfes veranlasst wird, so gewährleistet wiederum sein Massenübergewicht über jenen cerebralen Gefässbogen der Batrachier dem Amniotenhirn die stärkere Ernährung und damit die Mittel zu der überwiegenden Entwickelung desselben. Der frühzeitige Schwund der beiden ersten Aortenbögen lässt den dritten zum Karotisstamm, den vierten zur eigentlichen Aortenwurzel, den fünften zur Pulmonalis mit dem Botalli'schen Gange werden; diese Umbildung stimmt also mit derjenigen der gleichen Bögen bei den Batrachiern überein. Zur leichteren Uebersicht habe ich die folgende vergleichende Tabelle des Gefässsystems der Visceralbögen zusammengestellt, wobei die Richtigkeit der von mir nicht nachuntersuchten Gefässentwickelung

	Visceralbögen.	Teleostier	Urodelen	Anuren	Amnioten
Primärer Zustand	I. (Unterkieferbogen)	—	—	—	1. Aortenbogen
	II. (Zungenbeinbogen)	1. Aortenbogen	Verbindung zum cerebralen Gefässbogen		2. Aortenbogen
	III.	2. Aortenbogen	1. Aortenbogen		3. Aortenbogen
	IV.	3. Aortenbogen	2. Aortenbogen		4. Aortenbogen
	V.	4. Aortenbogen	3. Aortenbogen	3. Aortenbogen (eigentlich Pulmonalis mit D. Botalli)	5. Aortenbogen
	VI.	5. Aortenbogen	4. Aortenbogen	Zweiter Pulmonalast	—
	VII.	6 Aortenbogen	—	—	—
Sekundärer Zustand	I. (Unterkieferbogen)	—	—	—	schwinden bis auf Abschnitte der Carotis
	II. (Zungenbeinbogen)	Operkularkiemenarterie und Karotiswurzel	schwindet bis auf Abschnitte der Carotis und Lingualis		
	III.	1. Kiemengefässbogen	1. Aorten- od. Kiemengefässbogen	Karotiswurzel	Karotiswurzel
	IV.	2 Kiemengefässbogen	2. Aorten- od. Kiemengefässbogen	Aortenwurzel	Aortenwurzel
	V.	3. Kiemengefässbogen	3. Aorten- od. Kiemengefässbogen	Pulmonalis	Pulmonalis
	VI.	4. Kiemengefässbogen	4. Aorten- od. Kiemengefässbogen mit Pulmonalast	schwindet	—
	VII	schwindet	—	—	—

der Amnioten vorausgesetzt wurde und die spätere asymmetrische Anordnung unberücksichtigt blieb.

Die Entwickelung des Venensystems der Wirbelthiere hat bekanntlich RATHKE zuerst übersichtlich behandelt und die noch heute giltigen Grundlagen für eine vergleichende Anatomie der Venen geschaffen*. Ein Hauptpunkt derselben besteht darin, dass die allen Wirbelthierembryonen gemeinsamen Kardinalvenen nur bei den Fischen als paarige Venenbahn des Stammes sich erhalten, bei allen übrigen Vertebraten aber grösstentheils schwinden und durch die neugebildete hintere Hohlvene ersetzt werden; ihre hinteren Hälften mit der Schwanzvene und den Hüftvenen werden bei den Amphibien und Reptilien in Vv. renales advehentes verwandelt, bei den Vögeln und Säugern schliessen sie sich aber der neuen Hohlvene an, während die vorderen queren Zweige derselben Kardinalvenen durch Längsanastomosen verbunden in die hinteren Wirbelvenen oder die Vv. azygos und hemiazygos zusammenfliessen. — Diese Darstellung ist für die Batrachier, wie ich gezeigt habe, unrichtig; von den Kardinalvenen vergehen nur die vordersten Urnierenabschnitte, die Nierentheile verschmelzen zum Theil zum unpaaren Stamme der hinteren Hohlvene, welche nur in ihrem vordersten absteigenden Gekröseabschnitte eine Neubildung ist und noch längere Zeit nach der Metamorphose wenigstens eine einseitige Verbindung mit den zuführenden Nierenvenen oder den Enden der Kardinalvenen (Vv. iliacae, caudalis) behält. Es unterscheiden sich also die Batrachier von den Teleostiern nur darin, dass der zur unpaaren Hohlvene verschmolzene Hauptabschnitt ihrer Kardinalvenen nicht mehr durch die ursprünglichen paarigen sondern ein neugebildetes unpaares Mündungsstück zum Venensacke gelangt, welches Stück bei den Teleostiern wohl wegen der fehlenden Lebergekrösebrücke nicht entwickelt wird. — Für die Amnioten kann ich nun freilich RATHKE's Darstellung nicht ohne weiteres angreifen, weil mir eigene Beobachtungen über diesen Gegenstand fehlen; überlegt man aber, dass die Art und Weise, wie die Hohlvene sich entwickelt und die Hauptäste der Kardinalvenen auf dieselbe übertragen werden, noch unbekannt ist, für die Batrachier aber ein ganz ähnlicher Vorgang von mir auf eine blosse Umbildung der Stamm-

* Da mir das betreffende Hauptwerk (Ueber den Bau und die Entwickelung des Venensystems der Wirbelthiere) zur Zeit leider nicht zugänglich war, so habe ich mich an die übrigen bezüglichen Mittheilungen RATHKE's (Nr. 148) und an seine Entwickelungsgeschichte (Nr. 47) halten müssen. Dazu bemerke ich noch, dass v. BAER das Verhältniss der Stammvenen zu der hinteren Hohlvene schon früher angedeutet hatte (Nr. 8 I S. 71).

venen und eine Neubildung bloss ihres Mündungsstückes zurückgeführt ist, und dass ferner aus dieser Bildungsgeschichte des Venensystems der Batrachier alle Modificationen desselben bei den Amnioten sich ableiten lassen, so muss die Glaubwürdigkeit der Rathke'schen Darstellung erschüttert erscheinen. Jenes Venensystem der Batrachier stimmt zunächst mit demjenigen der Reptilien im wesentlichen überein; denkt man sich ferner, dass die hintere Fortsetzung der Hohlvene der Batrachier bis zur Schwanzvene in dem ursprünglichen kontinuirlichen Zusammenhange bliebe, und ihre sekundäre Verbindung mit der Jacobson'schen Vene nicht zu Stande käme, so hat man die den Säugern eigenthümlichen Zustände, nämlich eine aus den Hüftvenen sich zusammensetzende Hohlvene ohne renalen Pfortaderkreislauf und in den beiden Jacobson'schen Venen die Vv. azygos und hemiazygos. — Die Entwickelungsgeschichte der Venen der Batrachier dürfte aber auch in ihren übrigen Theilen zu erneuerten Untersuchungen über denselben Gegenstand bei den anderen Vertebraten anregen. Einmal finde ich nirgends eine Andeutung darüber, auf welchem Wege, von der hinteren Hohlvene ganz abgesehen, die in der Leibeswand verlaufenden beiden Ductus Cuvieri und die Umbilikalvenen das Venenende des Herzens erreichen, welches mit seinen beiden Schenkeln (Dotterdarmvenen) der Darmwand angeschlossen ist und folglich anfangs durch die zusammenhängenden Höhlen des Herzbeutels und des Bauchfellsackes von der Leibeswand und jenen Gefässen getrennt ist. An die Leber wurde dabei jedenfalls nicht gedacht, da z. B. Kölliker behauptet, dass beim Menschen „die Umbilikalvene sicherlich vor der Bildung der Leber“ sich entwickele (Nr. 48 S. 418); und da die Frage nach dem oberen und hinteren queren Abschlusse der Perikardialhöhle gegen die übrigen serösen Höhlen gar nicht berührt wird, derselbe aber auch ohne die Anlage der Leber gar nicht existiren kann, so muss man über die Unbefangenheit staunen, mit der bisher alle damit beschäftigten Embryologen jene Gefässe der Leibeswand in das Herz münden lassen ohne mit einem Worte zu erwähnen, wie dieselben die ursprünglich kontinuirliche Leibeshöhle durchsetzen. Daher haben alle jene schematischen Darstellungen dieses Gefässsystems, welche den Zusammenhang der einzelnen Stämme veranschaulichen sollen, ohne eine vorangegangene Untersuchung ihrer ersten Beziehungen zur Leberanlage und zum Perikardialsacke nur einen sehr beschränkten Werth. So kommt mir z. B. die Beschreibung, welche v. Baer und Rathke vom ursprünglichen Verlaufe der Umbilikalvene der Amnioten und seiner Umbildung geben (Nr. 8 I S. 93, Nr. 148), wegen ihrer

grossen Uebereinstimmung mit den analogen Verhältnissen der Batrachier viel glaubwürdiger vor als die gewöhnliche Vorstellung, dass jene Vene schon ursprünglich nicht unter und vor sondern hinter der Leber aufsteige und der Ductus venosus Arantii, welcher bei den Batrachiern vollständig fehlt, nicht sekundär gebildet (Rathke), sondern ein Rest der ersten Mündung sei (Kölliker Nr. 48 S. 421).

Ueber die Bildung des Blutes kann ich mich kurz fassen, da ich dieselbe von den Teleostiern, Batrachiern und Vögeln bereits ausführlich beschrieben habe (S. 538, Nr. 121 S. 180—186. 196). Alle Beobachter stimmten bisher darin überein, dass das Blut theils in den Gefässen, theils in den peripherischen Theilen der tieferen Keimschichten (mittleres Keimblatt) an der Oberfläche des Dottersackes gebildet würde (vgl. a. a. O. und Vogt Nr. 26 S. 71, Kupffer Nr. 105 S. 263—265); ich habe dagegen den Ursprung der Blutzellen aus dem Nahrungsdotter für die Batrachier und Vögel genauer nachgewiesen, für die Teleostier wenigstens wahrscheinlich gemacht. Auch habe ich schon bei einer früheren Gelegenheit darauf hingedeutet, dass diese Bildung mit der Aufnahme der Interstitialflüssigkeit aus der Darmhöhle in den Nahrungsdotter zusammenhänge, also der eigentliche Keim dabei nicht unmittelbar sondern nur durch die mechanischen Wirkungen seiner morphologischen Entwickelung betheiligt sei (S. 494). Als weiteren Beleg dafür führe ich hier noch an, dass ich an einigen jungen Unkenlarven ganz ansehnliche kugelige Blutinseln mitten im Nahrungsdotter angetroffen habe. Nach solchen Erfahrungen musste mich selbstverständlich die scheinbar ganz evidente Thatsache wenig befriedigen, dass bei den Säugern, weil ihre Keimblase und daher auch der Dottersack nur eine Flüssigkeit enthält, das Blut sich in den peripherischen Keimtheilen selbst bilde. Doch ist es mir endlich gelungen, auch diese wohl ganz allgemeine Ansicht zu widerlegen und zugleich eine neue wichtige Uebereinstimmung in der Entwickelung der Säugethiere und übrigen Vertebraten nachzuweisen. An Kaninchenembryonen, deren Dotterdarmvenen eben angelegt, aber die eigentlichen Dottergefässe noch nicht gebildet waren, fand ich unter dem ganzen Keime eine feste Dotterschicht von demselben Aussehen wie die feinkörnige Dottermasse der Hühnereier und von einer Mächtigkeit, welche diejenige des Keims übertraf. Diese vorherrschend dem mittleren Keimblatte und nur in der unmittelbaren Nähe des Embryo dem Darmblatte, welches dort seine Grenze findet, fest angefügte Dotterschicht kann nach ihrer gleich zu erwähnenden Umbildung kein künstliches Gerinnungsprodukt sein; doch habe ich sie

an den noch wenig entwickelten Eiern, welche mir die merkwürdige Bildung der Keimschichtung gezeigt haben (Nr. 103), nicht erkennen können. An den erstgenannten Keimen besitzt jene Dotterschicht gegen das mittlere Keimblatt eine ganz glatte, scharfe Grenze; an verschiedenen Stellen sind grössere Platten oder kleinere dicke Stücke dieser Masse durch zarte aber deutliche Linien in der Weise abgesondert, dass sie mit ihrer unteren konvexen Fläche im übrigen Dotter eingebettet liegen, mit der ebenen Oberseite aber an das mittlere Keimblatt stossen. Schon die kleineren Stücke übertreffen die Embryonalzellen um ein Vielfaches an Grösse und besitzen je einen grossen klaren Kern, sodass sie in jeder Hinsicht den in den Keimwall vorrückenden Dotterzellen des Hühnereies gleichen (vgl. Nr. 121). An nur wenig älteren Kaninchenembryonen hat die Anzahl dieser Dotterzellen zugenommen; sie zeigen verschiedene Theilungserscheinungen, wobei die Theile je nach dem Grade der Vermehrung allmählich kleiner werden und da sie bereits als Zellenhaufen vom übrigen Dotter abstechen, wie in einer Ablösung von dem darüber hinstreichenden mittleren Keimblatte begriffen aussehen. Doch findet schon in dieser Zeit, noch deutlicher aber etwas später gerade das Gegentheil statt, nämlich eine allmähliche Aufnahme jener Zellenhaufen in das mittlere Keimblatt, wo ich sie in Blutinseln sich verwandeln sehe, gerade so wie ich es vom Hühnerkeime beschrieb. Zur selben Zeit erscheint der grösste Theil der beschriebenen Dotterschicht aufgebraucht; unbedeutende Reste mögen später aufgelöst werden. — Diese Beobachtung bringt natürlich das Säugethierei um einen bedeutenden Schritt den Eiern der übrigen Vertebraten näher; wenigstens kann ich es jetzt als Thatsache hinstellen, dass es nicht nur durch die Gastrulaform seines Keims, sondern auch durch einen wirklichen blutbildenden Nahrungsdotter mit denselben übereinstimmt.

XI. Der Darmkanal und seine Anhangsorgane.

Nach den vorausgegangenen Darstellungen über die Form, Lage und Eintheilung des embryonalen Darmkanals der Unke (S. 218—221. 260 und flg.) können wir denselben in seinem morphologisch wichtigsten Theile, dem Darmblatte, als einen länglichen Schlauch betrachten, welcher an beiden Enden blindsackartig geschlossen (Vorder-, Hinterdarm), in seiner Mitte jedoch abwärts noch weit offen ist (Mitteldarm) und mit den Rändern dieser anfangs länglichen Oeffnung der Dotterzellenmasse ohngefähr so aufgesetzt ist wie im ersten Anfange der Entwickelung die primäre Keimschicht (*Taf. II*). Die besondere Hülle oder Scheide dieses Darmschlauches ist zuerst überall die Seitenplatte, deren auseinanderweichende Blätter die grossen serösen Höhlen bilden; ihre verschiedenartige Rückbildung in der Kopfregion sondert den Kopfdarm am meisten vom übrigen Darmkanal, in erster Linie also von dem anstossenden Vordarme. Im Vorderkopfe geht die Seitenplatte in die Bildung der Segmentplatten vollständig auf; im Hinterkopfe wächst sie über der Darmblattdecke der Schlundhöhle nicht zusammen, sodass das Darmblatt dort unmittelbar an das Bildungsgewebe der Stammsegmente stösst, und in der Seitenwand jener Höhle verschmelzen die Blätter der Seitenplatte zu einer ungesonderten Schicht, welche sich von ihrer ventralen Fortsetzung (Perikardialsack) vollends löst und beiderseits unter den Darmblattboden der Schlundhöhle auswächst, wodurch dieselbe von jeder Beziehung zur eigentlichen serösen Höhle des Kopfes, nämlich dem Perikardialsacke ausgeschlossen wird (*Taf. VII, XIII*). Jene das Darmblatt des Kopfdarms oder die Anlage seines Epithels umgebenden Theile der Seitenplatte und der Segmente liefern ausser einem gleich zu erwähnenden beschränkten Bewegungsapparate die bindegewebige

Unterlage des Epithels, sodass der ganzen Kopfdarmwand als kontinuirliche Bildung nur eine den übrigen Kopftheilen eng angeschlossene Schleimhaut eigen ist und daher jede Selbstständigkeit abgeht. In Folge dessen wird der ganze Kopfdarm während der Ausbildung des Kiemenapparats durch den sich hebenden Boden zu einem breiten spaltartigen Raume zusammengedrückt, welcher nicht eben hinzieht, sondern dem Relief der Decke und des Bodens entsprechend gebogen und ausserdem bei den Bewegungen des Kieferapparats einem beständigen Wechsel unterworfen ist (*Taf. XV, XXI*). Diese Abhängigkeit der dem Kopfdarm eigenthümlichen Theile vom übrigen Kopfe ist aber nicht in allen Entwickelungsperioden dieselbe. Während der Larvenzeit erzeugt seine Seitenplatte einmal das Zungenbein mit der Zunge und ferner das Kiemengerüst, welches bei den Anuren vielmehr den inneren Kiemen als dem äusseren Kiemenapparate angepasst erscheint. Die inneren Kiemen sind als eigentliche Darmbildungen aufzufassen, welche durch das angepasste Knorpelskelet eine gewisse Selbstständigkeit erhalten (S. 741 u. flg.); aber wir sehen sie sowohl in der individuellen Entwickelung der Anuren wie durch die ganze Thierreihe in dem Masse sich zurückbilden und schwinden als die Ausbildung der die ganze Entwickelung des Kopfes beherrschenden Theile zunimmt; und soweit sich trotzdem das Kiemenskelet erhält, tritt es aus den Beziehungen zum eigentlichen Kopfdarme heraus und ganz in den Dienst des äusseren Kiemenapparats. Ebenso verhalten sich das Zungenbein und die Zunge zum Kieferapparate; denn wenn auch die Muskulatur der letzteren den Darmmuskeln homolog ist (S. 669), so entfernt sie sich doch von denselben in Folge der Anpassung an die besonderen Formbedingungen jener Kopfregion bis zum Verluste jeder Aehnlichkeit in Form, Lage und Innervirung. Sehen wir ferner auf die histiologischen Umbildungen der dem Kopfdarme eigenthümlichen Schleimhaut, so finden wir in dem Sinnesapparate der Zunge und den meisten Zahnbildungen* wiederum besondere Anpassungen an den Kieferapparat, welcher am Eingange des Darmkanals allerdings die Ernährungsthätigkeit eröffnet, aber in einer Form, welche ihn

* Ein Theil der Zähne ist freilich auf die zur Auskleidung der Mundhöhle hineingezogene Oberhaut zu beziehen, und es ist mir selbst an den Salamandrinen, deren Darmblatt bis an den Lippenrand des Mundes vordringt, wahrscheinlich geworden, dass die Grundschicht der Oberhaut nach innen unter das Darmblatt auswächst, um an der Bildung der Kieferzähne theilzunehmen (Nr. 64 S. 118). Aber bei den Teleostiern, deren Darmblatt ebenfalls bis zum Lippenrande reicht und dort einfach mit der Oberhaut verschmilzt, sind alle Zahne ebenso gewiss Erzeugnisse der Darmblattschleimhaut wie wenigstens die Gaumenzähne der Batrachier.

auch darin den ihm morphologisch gleichwerthigen Gliedmassen des Rumpfes an die Seite stellt.

In ganz anderem aber nicht weniger innigem Zusammenhange mit der Kopfbildung vollzieht sich die Entwickelung des Vordarms. Während der Kopfdarm durch die Entstehung des Herzraums in seinem Boden und der Mitteldarm von Anfang an durch die Dotterzellenmasse von unten her verengt erscheinen, behält der Vordarm allein die ganze ursprüngliche Höhe zwischen der dorsalen und ventralen Körperwand und macht daher den Eindruck einer zwischen Perikardialsack und Dotterzellenmasse eingesenkten Tasche, obgleich die definitive Hinterwand dieser Tasche erst allmählich durch das auswachsende und die Dotterzellenmasse abschnürende Darmblatt hergestellt wird (S. 260), und wenn man bloss die morphologischen Anlagen in Betracht zieht dieser Darmtheil anfangs durchaus jenem rück- und abwärts trichterförmig erweiterten Uebergange des vorderen Darmblindsackes des Hühnchens in den Dottersack und die Mitteldarmfurche entspricht, welchen die älteren Embryologen als „Fovea cardiaca" (Wolff) oder als „vorderen Eingang in den Speisekanal" (v. Baer) bezeichneten. Der Vordarm besitzt eine vollkommen ausgebildete Seitenplatte, welche nur eine kurze Zeit an der Bauchseite durch eine schwache Fortsetzung der medianen Lücke des mittleren Keimblattes getrennt ist (*Taf. VII Fig. 135—137, Taf. XIII Fig. 239. 240*). Sobald sich diese geschlossen und die beiden Blätter der Seitenplatte vollkommen ausgebildet haben, gehen sie in der oberen Hälfte in die rückgebildete Seitenplatte der Kiemenbögen, in der unteren Hälfte aber kontinuirlich in die beiden Perikardialblätter über (*Taf. XIV Fig. 247—256*). Diese bereits im vorigen Abschnitte erörterten Beziehungen des Vordarms zum Perikardialsacke (S. 746) enthalten den Schlüssel zum Verständniss der Trennung der verschiedenen serösen Höhlen des Rumpfes, der Verbindungen der vorderen Baucheingeweide untereinander und des schon geschilderten Zusammenflusses der Venenstämme mit dem Herzen, und müssen daher hier theils wiederholt, theils ausführlicher behandelt werden. Anfangs, solange der Perikardialsack in seiner ursprünglichen Lage die hintere Grenze der Schlundhöhle oder des Kiemenapparats nicht überschreitet, biegt der Darmblattboden der Schlundhöhle unmittelbar in die Vorderwand des Vordarms um, welche den Perikardialsack nach hinten abschliesst (*Taf. II Fig. 38*). Der letztere liegt also als Fortsetzung der Anlage der Pleuroperitonealhöhle des Rumpfes genau vor dieser, welche erst an seiner hinteren Grenze sich aufwärts bis zum Rücken erstreckt; die hintere Oeffnung

des Perikardialsacks gegen die Pleuroperitonealhöhle wird unten von der Vorderfläche der Leberanlage, darüber ebenfalls von der Vorderseite eines Darmabschnitts ausgefüllt, welcher in seinem kurzen Verlaufe die Anlage des Darmkanals von der Mündung des Leberganges bis zur Schlundhöhle oder bis zum Kehlkopfe umfasst. Diese Anordnung verschiebt sich in Folge des weiteren Vorwachsens des Kopfes (*Taf. XVI Fig. 292. 293. 298, Taf. XXI Fig. 372*). Mit der Leberanlage, welche noch mit der Dotterzellenmasse verbunden ist, wird auch der Perikardialsack an seiner früheren Stelle zurückgehalten (S. 749), während der obere Abschnitt des Vordarms durch die Schlundhöhle vorwärts gezogen den entsprechenden Theil seiner Wand aus der Hinterwand des Perikardialsackes in dessen Decke umschlägt. Diese unscheinbare Veränderung hat nun sehr bedeutsame Folgen. Das horizontal über die hintere Hälfte des Perikardialsackes umgelegte Vordarmstück — ich will es vorläufig den Lungendarm nennen — hat in diese neue Lage natürlich auch die es umhüllende zweiblättrige Seitenplatte mit hinübergezogen, sodass nun der darin eingeschlossene Abschnitt der Pleuroperitonealhöhle über der Perikardialhöhle liegt, und beide Höhlen dort ebenso kommuniciren und darauf geschieden werden wie im vorderen Umfange der Leber: die vom Visceralblatte überzogene breite Bauchseite des Lungendarms bildet die Decke der über dem Venensacke befindlichen Perikardialbucht, welche an den beiden Seitenrändern jener Decke durch enge Spalten mit dem an jeder Seite des Lungendarms befindlichen Abschnitte der Pleuroperitonealhöhle zusammenhängt und gewissermassen die ventrale Vereinigung dieser beiden lateralen Abschnitte oder, um es gleich zu sagen, der p r i m i t i v e n P l e u r a h ö h l e n darstellt (*Taf. XIV Fig. 261. 262, Taf. XV Fig. 274—277*). Indem nun aber längs jener Verbindungsspalten das Parietalblatt ebenfalls durch vorgeschobene Falten mit den Seitenrändern der ventralen Visceralblattfläche des Lungendarms verschmilzt, so hört damit der ventrale Zusammenhang beider Pleurahöhlen auf und der Lungendarm wird zu einer vollkommenen medianen Scheidewand derselben, sodass sie erst rückwärts durch die Peritonealhöhle, in welche sie offen ausmünden, in Verbindung bleiben. Die Trennung der beiden primitiven Pleurahöhlen von einander und anderseits von der Perikardialhöhle ist also das Ergebniss eines einheitlichen Entwickelungsvorganges, nämlich der Einfügung der Bauchseite des Lungendarms in die Decke des Perikardialsackes.

Der vorderste Abschnitt des Vordarms, welchen ich eben als L u n g e n d a r m bezeichnete, wird wie der ganze übrige hinter dem Kopfe gelegene Darm

in Folge der seitlichen Abplattung des Körpers zu einem schmalen aber hohen Kanal, dessen fernere Gestaltveränderungen in innigem Zusammenhange mit der Umbildung der ihn begrenzenden Darmabschnitte stehen (*Taf. XIII*). Die seitlichen Leisten, welche am Boden der Schlundhöhle längs der Grenze der inneren Kiemen sich erheben (S. 680), konvergiren rückwärts in dem Masse, dass sie beim Uebergange in den Vordarm eine enge mediane Spalte einfassen, in welcher Form sich dann auch die untere Hälfte des vordersten Lungendarms darstellt, während die über diesen Leisten befindlichen Mündungen der Innenkiemen in der oberen Hälfte jenes Darmstückes zu einem breiten Schlauche zusammenfliessen (*Taf. XV*). Darauf verschmelzen jene Leisten dort, wo sie an der hinteren Kopfgrenze zusammenstossen, vollständig und schliessen dadurch die spaltförmige untere Hälfte des vorderen Lungendarms oder die Anlage des Kehlkopfs nach vorn vollständig ab, sodass sie nur aufwärts mit der weiten oberen Hälfte oder dem Eingange in die Speiseröhre kommunicirt (*Taf. XVII Fig. 308, Taf. XXI Fig. 371*). Diese Verbindung bleibt immer spaltförmig und wird daher, während sich die darunterliegende Kehlkopfhöhle später erweitert, zur Stimmritze (*Taf. XVIII Fig. 330*). Durch die Einkeilung des vorderen Rumpfendes in den Hinterkopf gelangt der Kehlkopf endlich ganz zwischen die hintersten inneren Kiemensäcke, welche nicht nur über ihm unmittelbar in die Speiseröhre übergehen, sondern auch vor ihm in jener Bucht zusammenhängen, welche durch den quer nach hinten vorspringenden scharfen Rand der vereinigten medialen Kiemenleisten entstand. Denkt man sich die innere Scheidewand des dritten Kiemenbogens jederseits so stark entwickelt, dass das hinterste, den Kehlkopf vorn und seitlich umziehende Paar der Kiemensäcke gegen die anderen vollkommen abgeschieden wird, so lässt sich in dieser Bucht oder dem von mir sogenannten Vorhof des Kehlkopfes und dem ihn von vorn her überragenden Schirmdach eine auffallende Aehnlichkeit mit dem vorderen Kehlkopfraume und dem Kehldeckel der Wirbelthiere nicht verkennen. Diese Theile erhalten sich bei den Batrachiern, welche Kehlsäcke besitzen, indem die letzteren, wie ich an Hyla zu sehen glaube, aus jenem Vorhofe hervorwachsen und das kiemendeckelartige Schirmdach zu einer rückwärts über die Stimmritze verschiebbaren Hautfalte wird (S. 682). — Hinter der Kehlkopfgegend bleibt nicht bloss der dorsale Abschnitt des Lungendarms als vordere Speiseröhre etwas erweitert, sondern auch der ventrale buchtet sich seitlich aus und bildet so die breite Lungenwurzel, deren Höhle mit dem Kanal der vorderen Speiseröhre noch einige

Zeit gleichsam durch eine hintere Fortsetzung der Stimmritze in Verbindung bleibt (*Taf. XV Fig. 277*). Erst nachdem die Lungenwurzel jederseits in einen Lungenschlauch ausgewachsen ist, schnürt sich ihr Darmblattsack von der Auskleidung der Speiseröhre völlig ab, bleibt aber so kurz, dass die Unterscheidung eines Kehlkopfs und einer Lungenwurzel als Homologon einer Luftröhre endlich illusorisch wird.

Die Seitenplatte rückt am Lungendarm niemals ganz hinauf, sodass so ziemlich sein ganzer dorsaler Abschnitt oder die vordere Speiseröhre zwischen den Gekrösefalten aufwärts hervorragt und wesentlich vom Bildungsgewebe der ersten Rumpfsegmente, dem sich hinaufwuchernde Theile jener Falten anschliessen mögen, umhüllt wird, während die zweiblättrige Seitenplatte die Scheide des Kehlkopfs und der Lungenwurzel bleibt (*Fig. 262. 276. 277*). Im Umfange des ersteren bilden sich jedoch die beiden Blätter frühzeitig zurück, indem sie mit dem ganzen Organ zwischen die hintersten Kiemenbögen eingeklemmt, untereinander und mit dem Bildungsgewebe der letzteren zu einer Masse verschmelzen (*Fig. 308*); immerhin können die Kehlkopfknorpel schon desshalb von der Seitenplatte abgeleitet werden, weil der ganze Kehlkopf in der aufwärts gerichteten Gabel der hinteren Zungenbeinhörner ruht, welche mit dem übrigen Kiemenskelet ebenfalls aus der Seitenplatte hervorgehen. Wegen dieses übereinstimmenden Ursprungs können wir die Knorpel und Knochen des Kiemen-, Zungenbein- und Kehlkopfapparats sowie weiterhin überhaupt der ganzen Respirationsorgane als homologe Bildungen ansprechen. — Erst von der Lungenwurzel rückwärts erhält sich die Sonderung des Visceral- und Parietalblattes und daher jederseits zwischen ihnen die Anlagen der Pleurahöhlen, in welche von der Lungenwurzel aus die Lungen hineinwachsen. Die Anlagen dieser Organe sind aber nicht als einfache Ausstülpungen des Lungendarms aufzufassen, sondern nachdem eine quere Erweiterung der Darmblattröhre die Lungenwurzel angedeutet, entwickelt zunächst das Visceralblatt eine grössere Thätigkeit, indem es unter dem Zufluss der alsdann überall einwandernden Dotterbildungszellen jederseits von der Lungenwurzel aus rückwärts zu einem mächtigen soliden Wulste anschwillt, welcher im kontinuirlichen Zusammenhange mit der übrigen Darmwand über sie hingleitet (*Fig. 254. 263. 278. 279*). Hinterher dringt erst in diese schon vorgebildeten Visceralblattwülste je ein Auswuchs der Darmblattauskleidung der Lungenwurzel von der Form eines Handschuhfingers hinein; und indem dieser Darmblattschlauch den ihm gleichsam vorauseilenden Visceralblattwulst im Wachsthum einholt, entwickelt

sich die embryonale Lunge zu einem am hinteren Ende blind geschlossenen Hohlcylinder, dessen Aussenwand sich darauf von der Seite des Darms abzuschnüren beginnt, aber eine bandartige Verbindung mit demselben und später mit dessen Gekröse noch lange behält (*Fig. 308. 318. 359—362*). Wie diese dickwandigen, von einem sehr engen Kanale durchzogenen Lungencylinder sich in die weiten, dünnwandigen Luftsäcke des athmenden Thieres verwandeln, mögen speciellere Untersuchungen darthun; ich begnüge mich hier mit der Bemerkung, dass das Darmblatt wohl ziemlich zweifellos nur die innere epitheliale Auskleidung der Lunge liefert, alle übrigen Gewebe aber vom Visceralblatte abstammen. Wichtiger scheint es mir, die Aufmerksamkeit noch auf einige topographische Verhältnisse der Amphibienlunge zu lenken. Die Lungenwurzel reicht anfangs bis an die Hinterwand des Perikardialsackes, und wenn später auch noch der Lungenhals in der primitiven Pleurahöhle steckt, so ragt doch das übrige Organ rechts über der Leber, links über dem Magen frei in die Bauchhöhle vor. Es könnte demnach der Vergleich jener unbedeutenden vorderen Ausläufer der Bauchhöhle mit wirklichen Pleurahöhlen sehr gesucht erscheinen. Aber wie ich es schon an mehreren Beispielen ausführte, dass nicht die äussere Erscheinung, die fertige anatomische Form, sondern lediglich die gleichen Bildungsursachen und deren gleichsinnige Verknüpfung die Homologien begründen können, so verhält es sich auch mit der Deutung der unscheinbaren Pleurahöhlen der Batrachier. Würde der ganze Vordarm mit der in ihm enthaltenen Anlage des Lungendarms vollständig in seiner ursprünglichen Lage hinter dem Herzraume liegen bleiben, so wäre wohl irgend ein Abschluss des jede Lunge unmittelbar umgebenden Raumes möglich, aber diese Lungenbehälter wären nur Analoga, nicht Homologa der Pleurahöhlen der Säugethiere. Denn sie würden weder den Herzbeutel begrenzen, noch überhaupt vor sondern über der übrigen Bauchhöhle liegen, und ihre eigene mediane Scheidewand müsste entweder ein Darmgekröse oder eine Neubildung, die untere sie von der Bauchhöhle scheidende Wand ganz bestimmt eine solche sein, — kurz, Lagebeziehungen und Zusammensetzung solcher Höhlen würden sie morphologisch von den Pleurahöhlen vollkommen scheiden. Dadurch aber, dass der Lungendarm sich über den Perikardialsack lagert und mit seiner Bauchseite sich in ihn einfügt, stellt er für die ihn beiderseits begrenzenden Abschnitte der kontinuirlichen Pleuroperitonealhöhle alle wesentlichen Formbeziehungen der Pleurahöhlen hinsichtlich der Lage, der Zusammensetzung der äusseren Wände und der inneren Scheidewand her. Abgesehen davon, dass den Batrachiern, wie

ich zeigen werde, die Anlage einer hinteren, dem Zwerchfelle vergleichbaren Schlusswand nicht fehlt, so ist deren Vollendung desshalb für den obigen Vergleich nicht unerlässlich, weil die embryonalen Pleurahöhlen der Säuger sie ebenso entbehren wie die embryonalen Perikardialsäcke aller Wirbelthiere, also ein solcher hinterer Abschluss ein sekundärer Vorgang ist. Es bliebe also nur der Punkt aufzuklären, warum bei den Batrachiern Pleurahöhlen und Lungen nicht miteinander korrespondiren. Dazu erinnere ich zunächst daran, dass bei allen Wirbelthierembryonen das Herz unter dem durch die Schlundfalten bezeichneten Kopfdarme entsteht, also auch bei den Säugern der Vordarm ebenso wie bei den Batrachiern sich über den Perikardialsack vorschieben muss. Der Raum der Pleurahöhlen ist nirgends wie derjenige der Perikardial- und Bauchhöhle in den ersten Embryonalanlagen topographisch fertig abgesteckt, sondern entsteht erst in dem Masse, als jene Verschiebung fortschreitet. Bei den Batrachiern ist nun dieser Fortschritt ein so langsamer, dass ihre Lungen aus den für sie ungenügenden Höhlen endlich in bedeutendem Masse hervorwachsen und dadurch natürlich deren Abschluss hindern, während die Lungen der Säugethierembryonen über eine gewisse hintere Grenze, welche etwa mit dem Vorderende des Magens zusammenfällt, niemals hinausragen, weil die primitiven Pleurahöhlen dieser Thiere entsprechend dem Wachsthume ihrer Lungenanlagen sich nach vorn ausdehnen (vgl. Kölliker Nr. 48 S. 373, Bischoff Nr. 140 S. 109 Taf. XI. XIII). Dieses Wachsthum des von den Pleurasäcken umfassten Lungendarms oder der Lungenwurzel und Speiseröhre ist aber natürlich abhängig von der Verlängerung der zugehörigen Stammtheile, also davon, wie viele Segmente sich nachträglich über den Perikardialsack oder vielmehr die ihn zurückziehende Leberanlage vorschieben, welche durch die Dotterzellenmasse (Batrachier) oder den Darmnabel (Säuger) zurückgehalten wird, in dessen Vorderrande sie ja entsteht. Das Hauptmotiv einer solchen Verschiebung sehe ich nun bei den Säugethierembryonen in der starken konvexen Krümmung ihres Rückens, in dessen konkaver Beuge der Darmkanal einen viel kürzeren Bogen beschreibt, sodass bei der Streckung der vorderen Rückenhälfte der entsprechende Darmabschnitt oder der Lungendarm über den Perikardialsack weit vorgezogen werden muss. Mit jener ursprünglichen Krümmung, welche auf die Entwickelung der Axenplatte zurückzuführen ist, fehlt den Batrachiern auch die nothwendige Folge, sodass wir nun zu folgenden Resultaten gelangen. Die Anlage wirklicher Pleurahöhlen ist als Folge zweier Entwickelungsvorgänge zu betrachten, erstens der frühzeitigen Anheftung

des Perikardialsackes an die Leber als einen so zu sagen fixen Punkt des embryonalen Darmkanals, und zweitens der Ausdehnung des Lungendarms über jene Organe nach vorn, deren Mass abhängig ist von der Verschiebung der vorderen Stammtheile über jenen fixen Punkt des Darmkanals hinaus und in letzter Linie von der ersten Entwickelung der Axenplatte. Auf diese Weise gelangen wir zu einer bestimmten Definition der Brustregion als des vor der Leber liegenden Rumpftheils, dessen Ausbildung diejenige der Pleurahöhlen erst bedingt und nicht etwa umgekehrt; bei der Entwickelung der Brustregion sehen wir aber dieselben Ursachen wirksam eingreifen, welche bereits die Kopfbildung am wesentlichsten bestimmen, nämlich die in der sich umbildenden Axenplatte enthaltenen Formbedingungen. Diese Auffassung scheint mir geeignet, das Verständniss für die Verschiedenheiten im allgemeinen Aufbau der einzelnen Wirbelthierformen zu fördern: mit der relativ geringsten Formentwickelung des Hirns, worin doch die Entwickelungshöhe der Axenplatte zum Ausdruck kommt, fällt auch der Mangel einer Brustregion und folglich der Brusthöhlen im engeren Sinne zusammen (Fische), und die steigende Ausbildung dieser Theile läuft auch dem Fortschritte der Hirnbildung parallel (Batrachier, Amnioten)*.

Etwa zur selben Zeit, wenn die durch ihre Gestalt kenntlichen Darmblattzellen vom Grunde des blindsackartigen Vordarms an dessen Hinterwand hinaufzurücken und durch diese Bewegung ihn zu vervollständigen und von der Dotterzellenmasse abzusondern beginnen, offenbart das Darmblatt auch an allen übrigen Stellen desselben Darmtheils Zeichen einer erhöhten Thätigkeit, welche in gesteigerter Zellentheilung und -verschiebung besteht und in einer Flächenausdehnung des Blattes und einer Anpassung desselben an die umgebenden Formbedingungen zum Ausdruck kommt. Dabei ist vor allem zu berücksichtigen, dass dem Vordarme eine kanalförmige Anlage vollständig fehlt, also als Folgen der Ausdehnung in einem beschränkten Raume zunächst nicht Windungen, sondern vielmehr Faltung und Einschnürung zu erwarten sind. An einer Stelle stösst übrigens der Vordarm auf keinen Widerstand, nämlich dort, wo er den noch relativ weiten Perikardialsack begrenzt; daher buchtet er sich auch frühzeitig in jene Höhle aus und bildet so die Leberanlage. Dieser Ausweg gestattet der vorderen und seitlichen Wand des Vordarms sich abwärts

* Die Halsbildung ist eine sekundäre Folgeerscheinung des eben geschilderten Entwickelungsvorgangs und als solche in eben dem Grade von geringerem morphologischen Interesse, als ihre Ursachen unbeständiger und schwieriger zu bestimmen sind.

auszudehnen und dadurch den Uebergang in die dabei vorwärts ausweichende Leberanlage einzuschnüren (*Taf. XVI*). Diese Einschnürung stellt den künftigen Ductus hepaticus vor, hinter dem noch ein von vorn abgeplatteter, beutelförmiger Rest des ursprünglichen Vordarm-Blindsacks zurückbleibt, welcher abwärts und nach beiden Seiten die Anlagen der Gallenblase und des bleibenden pankreatischen Ganges hervortreibt, in seinem Mittelstücke aber eine kontinuirliche Fortsetzung des Lebergangs zum eigentlichen Darm enthält (Ductus choledochus). Zunächst nenne ich aber die ganze Verbindung zwischen Leber und Darm ohne Rücksicht auf jene accessorischen Bildungen den primitiven Leberstiel, dessen Axe also, wenn man sich die blosse Einschnürung der Leberwurzel in einen kurzen Gang ausgewachsen denkt, von vorn nach hinten und dann aufwärts gebogen verläuft. Während dieser Entwickelung der unteren Hälfte des ursprünglichen Vordarms wird auch sein oberer weiter Abschnitt, welcher anfangs einen geraden, nur abwärts erweiterten Uebergang vom Kopf- und Lungendarm zum Mitteldarm darstellt, eingreifenden Umbildungen unterworfen. Wie man sich an Durchschnitten leicht überzeugt, ist die Decke des Vordarms zuerst schmal und dachförmig wie am Mitteldarm; da ihr bei dem Beginn der Ausbreitung des Darmblattes eine sagittale Verlängerung offenbar noch nicht freisteht, buchtet sie sich seitlich aus, wobei sie etwas einsinkt und von der Wirbelsaite sich entfernt (*Taf. XIII—XV*). Da diese beiderseitigen Ausbuchtungen nur die Folgen einer Flächenausdehnung im relativ beschränkten Raume sind, äussert sich die letztere in einer jederseits unter die Ausbuchtung sich einwärts einschlagenden Falte; und indem eine eben solche Falte alsbald auch quer hinter dem verbreiterten Mittelstücke der Vordarmdecke, eine andere vor ihm entsteht, welche mit den seitlichen Falten in einer kontinuirlichen Einschnürung sich abwärts und einwärts zusammenziehen, so erhellt daraus, dass diese Abschnürung die Mitte des weiten oberen Abschnittes des Vordarms gleichsam so herausschneidet, dass der Rest desselben als ein aufwärts konkaver Verbindungsbogen zwischen dem Lungen- und dem Mitteldarme zurückbleibt, in dessen untere Seite der primitive Leberstiel einmündet (Fig. 372, vgl. Nr. 64 Fig. 39—41). Im vorderen niedersteigenden Schenkel dieses Bogens ist als Fortsetzung der aus dem Lungendarme hervortretenden Speiseröhre die Anlage des Magens enthalten; der untere Theil und der hinten aufsteigende Schenkel des Bogens bilden die Anlage der Duodenalschlinge, auf welcher der quer abgeschnürte Darmtheil oder die Hauptanlage der Bauchspeicheldrüse wie ein Zwerchsack auf jeder Seite überhängend

ruht. Die Einzelheiten der Entwickelung dieser Drüse wie der Leber werde ich erst weiter unten eingehender behandeln, hier aber die weitere topographische Umbildung des Vordarms zu Ende verfolgen. Schon während die ersten Ausbuchtungen der Pankreasanlage hervortreten, lässt sich eine ganz bestimmte asymmetrische Lage derselben konstatiren: der rechts überhängende Blindsack ist etwas vorwärts, der linke rückwärts gerichtet; zugleich offenbart sich eine entsprechende Umlagerung des ganzen Gastro-Duodenalbogens und der Leberanlage (*Fig. 254. 255. 311*). Indem diese auf die rechte Seite hinüberneigt, weicht der vordere Schenkel mit dem primitiven Leberstiele oder der Magen-Leberdarm nach links von der Medianebene ab, während der Uebergang des Duodenums in den Mitteldarm in Folge einer entgegengesetzten Verschiebung des hinteren Schenkels oder des Pankreasdarms auf die rechte Seite zu liegen kommt (*Fig. 278. 279. 311—313. 352. 359—362*). Mit anderen Worten, die ganze Gastro-Duodenalschlinge rückt aus der medianen in eine schräge und selbst quere Stellung, welche ihrer Verlängerung mehr Spielraum gewährt; und indem sie sich dabei ventralwärs ausdehnt, verdrängt der links hinabsteigende Magen die darunter liegende Leber auf die noch freie rechte Seite. Diese sehr unmerklich beginnende Lageveränderung des Vordarms und seiner Abschnürungsorgane ist nicht nur die Einleitung und, ohne dass sich ihre eigene Ursache bezeichnen liesse, der leicht nachweisbare Ausgangspunkt für alle späteren Zustände des Situs viscerum, sondern auch die unerlässliche Grundlage für die gesetzmässigen, eigenthümlichen Verbindungen der vorderen Baucheingeweide vermittelst des sie gemeinsam überziehenden Visceralblattes.

Schon am Hinterende des Lungendarms, wo die Speiseröhre sich zum Magen zu erweitern beginnt, dringen die Gekrösefalten wieder bis zur Rückenseite des Darmblattkanals hinauf und vereinigen sich über ihm zur Anlage eines Gekröses (*Fig. 263—265. 279—281*). An der genannten Stelle bleibt es allerdings sehr kurz; rückwärts aber über der ganzen Gastro-Duodenalschlinge bis zum Mitteldarm dehnt es sich bereits in der ersten Larvenperiode zu einem wirklichen Aufhängebande aus (*Fig. 359—362*). Unmittelbar erreicht es übrigens nur die Anlage des Magens; dahinter endet es an der Oberseite der zwerchsackförmigen Pankreasanlage, welche die konkave Biegung des Duodenums vollständig ausfüllt und mit demselben breit zusammenhängt. In Folge der asymmetrischen Umlagerung der Vordarmtheile wird das genannte Gekröse von seiner medianen Wurzel aus durch den Magen Leberdarm nach links, vom Pankreasdarm nach rechts hinübergezogen. — Zu gleicher Zeit mit diesem

Gekröse entwickelt sich das Ligamentum hepato-gastro-duodenale oder das kleine Netz, welches man ganz wohl als intervisccrales Gekröse bezeichnen darf. Wenn alle bisherigen Schilderungen der Leberentwickelung richtig wären, wenn also dieses Organ wirklich ein freier Auswuchs, eine vollständige Ausstülpungsbildung des Darmkanals wäre, so bliebe für die noch nirgends erörterte Entstehung des kleinen Netzes nur die Annahme übrig, dass es aus einer sekundären Verbindung der Leber mit dem Darmkanal hervorginge, welche aber um so wunderbarer erschiene, als die frühzeitige Streckung des primitiven Leberstiels, welcher doch später in der breitesten Stelle jenes Bandes liegt, nothwendig eine von Anfang an zunehmende Entfernung jener beiden Eingeweide wenigstens an jener Stelle voraussetzt, was auch thatsächlich der Fall ist. Erscheint aber schon die Vorstellung einer Ausstülpung für die Anlage der Batrachierleber ganz unstatthaft, so bezieht sich auch die geschilderte Abschnürung derselben nur auf das Darmblatt. Das Visceralblatt, welches ursprünglich kontinuirlich von der Seite des Vordarms auf die Leberanlage überging, zieht sich allerdings jederseits in die Abschnürungsfurche faltenförmig ein, wird aber über dem Leberstiel nicht quer durchbrochen, sondern beide Falten vereinigen sich in dem Masse, als jene Eingeweide auseinandertreten, zu einer Platte, deren beide Blätter beim Uebergange auf die dadurch verbundenen Eingeweide nach beiden Seiten wieder auseinanderweichen (*Fig. 298. 312*). Dasselbe geschieht auch über der Leber zwischen dem Magen und dem Venensacke bis zum Lungendarm hinauf, wo das Visceralblatt jenes Sackes das Darmblatt wieder erreicht, also die mediane Platte aufhört (*Fig. 255. 311*). In ihrer Entstehung stimmt folglich diese Platte oder eben das kleine Netz mit dem Gekröse vollständig überein und ihre Lage und Gestalt bleiben stets in genauer Anpassung an die Lagebeziehungen der durch sie verbundenen Theile. Anfangs, solange die Leber aus ihrer Lage vor und unter dem Vorderschenkel der noch ziemlich median gestellten Gastro-Duodenalschlinge noch wenig gewichen ist, verläuft auch das kleine Netz ziemlich senkrecht und in einem sehr schmalen Streifen zwischen der Hinterfläche der Leber, der nur wenig geneigten Vorderfläche des Magens und Duodenums bis zum kurzen primitiven Leberstiel hinab (*Fig. 298*). Je weiter die Leber nach rechts rückt, desto länger wird der primitive Leberstiel und damit ein unterer Rand des kleinen Netzes ausgezogen, sodass es zwischen Leber, Magen-Leberdarm und dem Leberstiele eine dreieckige Scheidewand bildet, deren Basis mit dem letzteren zusammenfällt und deren Spitze im Uebergange

des Magens in die mediane Scheidewand der Pleurahöhlen liegt. Diese dreieckige Membran wird aber in Folge jener Lageveränderung der Vordarmtheile zugleich schräg von vorn und rechts nach links mit einer Neigung nach hinten gestellt. Auf diese Weise entsteht zwischen dem kleinen Netze und der Leber vorn und etwas rechts, dem Magen-Leberdarm links und dem queren Pankreasdarm, nebst dessen ebenfalls quergezogenem Gekröse als Hinterwand ein nur abwärts und rechts sich öffnender Raum, welcher aber so eng ist, dass der durch ihn repräsentirte Netzbeutel nur als Spalte erscheint (*Fig. 278. 311. 312. 359—362*). Später sucht man aber auch nach einem solchen spaltförmigen Netzbeutel vergebens; denn indem sich einerseits die Masse der Bauchspeicheldrüse von der Gastro-Duodenalschlinge vollkommen und ohne Ausziehung eines intervisceralen Gekröses trennt, und anderseits auch der schmälere Theil des kleinen Netzes bis auf das die Gefässe, Nerven und den Leber-Gallengang leitende Band resorbirt wird,* erhalten die Wände des ursprünglichen Netzbeutels so viele Lücken, dass sein embryonaler Bestand aus dem anatomischen Verhalten im entwickelten Thiere nicht erkannt werden könnte. — Wenn die Leber ihrer Entstehung gemäss ursprünglich nur ein intervisceales Gekröse, eben das kleine Netz, besitzen kann, so erhält sie nachträglich gewisse Verbindungen mit der Leibeswand, welche allerdings nicht im wörtlichen Sinne Aufhängebänder, aber doch die Leber in ihrer Lage zu erhalten bestimmt sind und daher als ihre Richtbänder bezeichnet werden könnten. Von diesen habe ich das gewöhnlich sogenannte Lig. suspensorium hepatis oder das Leitband der Bauchvene bereits geschildert (S. 768); ein zweites geht in entgegengesetzter Richtung an die Wirbelsäule. Auf der rechten Seite wächst nämlich die Leberanlage mit dem ihr angeschlossenen bleibenden pankreatischen Gange am Venensacke bis an die rechte Seite der in den Magen übergehenden Speiseröhre und bis dicht unter den der letzteren angehefteten rechten Lungenschlauch hinauf, wobei sie mit diesen Theilen kontinuirlich verbunden bleibt (*Fig. 278. 359—362*). Indem aber diese rechte Leberhälfte seitlich an die Leibeswand stösst und längs derselben auswachsend sich rückwärts wendet, schiebt sie sich von vorn und rechts vor die Oeffnung des Netzbeutels und vervollständigt so dessen vordere Bucht, während sie anderseits durch die Ausfüllung des Raumes zwischen ihrer Befestigung an der Speiseröhre und der

* STANNIUS spricht noch von einem kontinuirlichen Gekröse der Anuren (Nr. 80 II S. 180), während LEYDIG bereits auf Gekröselücken in der Magengegend einiger Amphibien aufmerksam machte (Nr. 81 S. 45).

seitlichen Leibeswand die um die rechte Lunge bereits entstandene offene Höhle von einer ähnlichen ventralen Lücke zur Seite der Gallenblasenanlage scheidet. Die obere Befestigung dieser rechten Leberhälfte zieht sich darauf zu einem kurzen Bande aus, welches beim weiteren Auswachsen der Leber von der rechten Seite der Speiseröhre auf das sich daran schliessende Pankreasgekröse sich fortsetzt und so schräg auf- und rückwärts die Wurzel desselben erreicht. Im Anfange der zweiten Larvenperiode wird dieses neugebildete Gekröse der rechten Leberhälfte durch ihr andauerndes Wachsthum schräg nach rechts hinabgezogen und dadurch vom Gekröse der Gastro-Duodenalschlinge gleichsam abgespalten, sodass es endlich rechts neben der Wurzel desselben und gerade unter der Stammvene derselben Seite eine eigene subvertebrale Befestigung erhält (*Taf. XXI Fig. 376*). Dabei wird natürlich die Anheftung der Lunge auf die schräg auf- und lateralwärts gekehrte Fläche dieses Lebergekröses übertragen. Auch ist es jetzt leicht verständlich, wie der vordere Hohlvenenabschnitt, indem er vom Venensacke aus sich in diesem Gekröse in dem Masse rückwärts entwickelt, als dasselbe vorrückt, durch dasselbe endlich in die rechte Stammvene hinübergeleitet wird (S. 769). Untersucht man nun diese Bildung nach der Larvenmetamorphose, so findet man mit der Verbreiterung der rechten Leberhälfte auch das geschilderte Gekröse noch mehr lateralwärts umgelegt, sodass zwischen seinem freien Rande und der Leibeswand nur ein Schlitz übrig bleibt, durch welchen die rechte Lunge, welche bei mässiger Füllung durch jenes Gekröse von unten verdeckt werden könnte, bei stärkerer Luftaufnahme in die Bauchhöhle hervortritt. Nun denke man sich die Ausdehnung der Pleurahöhlen nach vorn so beschleunigt, dass sie zur Bergung der wachsenden Lungen jederzeit vollkommen ausreichen und daher der nach rechts schauende freie Rand des genannten Lebergekröses der Leibeswand einige Zeit angeschmiegt bliebe, ohne von der in Thätigkeit versetzten Lunge beständig wieder abgehoben zu werden; dann wäre eine Verwachsung jenes Randes mit dem parietalen Bauchfelle oder der feste hintere Verschluss der rechten Pleurahöhle ebenso wahrscheinlich wie der hintere Verschluss der Perikardialhöhle unter ähnlichen Umständen konstant eintritt. Jene Voraussetzung ist nun für die Säugethierembryonen vollständig zutreffend: ihre Leber wächst ausserordentlich schnell, während die Lungen noch ganz über (hinter) dem Herzen in ihren Pleurahöhlen liegen, und zugleich vollzieht sich auf eine noch nicht aufgeklärte Weise der hintere Abschluss dieser Höhlen (vgl. Koelliker Nr. 48 S. 379). Es kommt mir daher mehr als wahrscheinlich vor, dass

der letztere so entsteht, wie er bei den Batrachiern angelegt und nur durch die relativ frühe Ausdehnung der Lunge an der Vollendung gehindert wird; um so mehr als nur bei dieser Annahme die noch ebenso unaufgeklärte Entwickelung des vorderen Hohlvenenendes der Säuger verständlich wird, welches eben nicht durch ein Darmgekröse, sondern über der rechten Leberhälfte und innerhalb des Zwerchfells von der Wirbelsäule zum Herzen hinabsteigt. — Ganz ähnliche Beziehungen, wie sie das subvertebrale Lebergekröse zur rechten Lunge und Pleurahöhle eingeht, zeigen zu den linken Gegenstücken derselben der letzte Speiseröhrenabschnitt und der Magen mit ihrem Gekröse, denen sich noch, wie ich wenigstens an erwachsenen Unken sehe, ein linkes Leberband anschliesst, sodass ich zu behaupten wage, dass die Batrachier so gut wie die Säugethiere hintere Schlusswände ihrer Pleurahöhlen entwickeln, welche aus den angeführten Ursachen nur nicht zur Verbindung mit der lateralen Leibeswand gelangen. Diese beiden Wände und die Hinterwand des Perikardialsackes bilden nun eine die Rumpfhöhle quer durchsetzende nach vorn und oben gewölbte Scheidewand, ein vollkommenes Homologon des Zwerchfells. Denn es erhellt, dass die morphologische Bedeutung desselben von der Anwesenheit der vom M. transversus sekundär hineinwachsenden Muskelbündel unabhängig ist, welcher Vorgang bei den Batrachiern wohl zum grössten Theil durch die mangelnde Verbindung des pleuralen Zwerchfells mit der Leibeswand verhindert wird. Ebenso ist die schliessliche Ausdehnung desselben bei den Säugethieren, welche natürlich mit der Ausbreitung der Pleurahöhlen bis an die Bauchseite des Perikardialsackes fortschreitet, sowie die grössere oder geringere Absonderung der Leber vom Zwerchfelle für jenen Vergleich unerheblich. Bevor ich diesen Gegenstand verlasse, will ich nur noch die Frage anregen, ob nicht das Centrum tendineum eine Folge der unmittelbaren Einfügung der vorderen Leberseite in die künftige Mitte des Zwerchfelles ist, indem dort anfangs die einfachen Duplikaturen von Peritoneum und Pleura, Peritoneum und Perikardium aufhören, und die zwischen die auseinanderweichenden serösen Blätter eingefügte Leber dem Fortschritt der Muskeln in jenen Duplikaturen ein Ziel setzt.

Ueber die besondere Entwickelung der zwei grossen Abschnürungsorgane des hinteren Vordarms habe ich noch Folgendes zu berichten. — Die erste Anlage der Leber zeigt sich in der vorderen unteren sackförmigen Ausbuchtung des Vordarms, welche beim Beginn der aktiven Umbildung des Darmblattes als erster Ausdruck seiner Ausdehnung erscheint. Die Folge zeigt, dass diese Thätigkeit mit einem organischen Wachsthum unter Massenzunahme nichts zu

thun hat; denn die Ausdehnung geht im allgemeinen mit der Verkleinerung der Zellen und der Verdünnung des ganzen Blattes Hand in Hand, und Beides schreitet dort am schnellsten fort, wo die Formbedingungen dazu am günstigsten sind, nämlich die Ausdehnung genügenden Spielraum findet. Daher scheint es natürlich, dass der Darmblattsack sich zuerst gegen die freie Perikardialhöhle ausbuchtet; sobald aber diese Ausbuchtung durch das mit vorgeschobene Visceralblatt oder durch andere Umstände behindert, in ihrem Inneren indessen ein grösserer freier Raum entstanden ist, findet die fortschreitende Ausdehnung, gemäss jener mechanischen Vorstellung den bequemsten Ausweg gegen diesen Innenraum und zwar in Form von Faltungen oder Einsenkungen (*Fig. 250. 256. 277. 278. 292. 293. 313*). Da nun aber diese nicht als isolirte gruben- oder furchenförmige Vertiefungen auftreten, sondern von Anfang an nach verschiedenen Seiten zusammenhängen, sodass die zwischen ihnen zurückbleibenden Theile der ursprünglichen Darmblattoberfläche erst als flache Buckel, dann als kolbige hohle Sprossen erscheinen, so hat man sich daran gewöhnt, diese als einfache Ausstülpungen anzusehen. Achtet man jedoch darauf, dass während dieser ersten Umbildung der äussere Umfang der Leberanlage nicht zunimmt, dagegen ihre Höhle alsbald verdrängt und durch die von der Leberwurzel aus nach allen Seiten hin ausstrahlenden engen Kanäle jener Sprossen ersetzt wird, so muss die erste Schilderung den Thatsachen besser entsprechend erscheinen. In dem Masse als die sich centripetal ausdehnende Darmblattmasse den weiten Innenraum der Leberanlage zum Theil ausfüllt, wachsen an der Peripherie die Zwischenräume zwischen dem glatt gespannten Visceralblatte und den Enden der Lebersprossen; folglich können diese Enden anschwellen und im kleinen die erste Umbildung der ganzen Leberanlage wiederholen: sie bedecken sich mit Buckeln, welche sich in kleine Blindsäckchen verwandeln, und die ganze Darmblattmasse der Leber bietet das Bild einer Drüsenanlage, welche zu einer traubigen Form auszuwachsen im Begriffe steht (*Fig. 277*). Doch folgt die weitere Leberentwickelung diesem Typus nicht, sondern die sich weiter verzweigenden und dabei stets dünner werdenden Blindsäckchen oder hohlen Kölbchen verwachsen mit ihren Enden nach allen Seiten und bilden auf diese Weise das bekannte embryonale Lebernetz (*Fig. 259. 371. 373*). Diese Abweichung der Leber von anderen ähnlich angelegten Drüsen trifft mit der frühzeitigen Blutgefässbildung in ihren ersten Interstitien zusammen, welche Bildung sie nur noch mit den nicht verzweigten Urnierenanlagen theilt; und ich glaube es daher als wahrscheinlich bezeichnen zu dürfen, dass die Entwickelung

jenes schon beschriebenen Gefässnetzes zwischen den noch einfachen Lebersprossen diese veranlasst, die Blutbahnen zu umwachsen und dabei netzförmig zusammenzustossen. Dies bleibt aber auch der einzige wesentliche Unterschied der Leber von anderen verzweigten Drüsen; denn dass von den ersten hohlen Sprossen nur noch solide Kölbchen auswachsen, das ganze embryonale Lebernetz also ein Balkenwerk und nicht ein Kanalsystem sei, muss ich nach meinen Erfahrungen für die Batrachier in Abrede stellen. Allerdings nimmt aber die Weite der Lichtungen schon in den sekundären Sprossen so beträchtlich ab, dass man sie zwischen den noch mit Dotterkörnern angefüllten und daher nicht scharf begrenzten Zellen nur an ausgesuchten Durchschnitten und bei stärkerer Vergrösserung erkennt (*Fig. 374*). Dieser Umstand lässt mit Rücksicht auf die bekannte Enge der feinsten Gallenkanälchen erwachsener Thiere annehmen, dass auch die scheinbar soliden Cylinder in der Leberanlage unseres Thieres hohl seien. Die weitere Entwickelung des Lebernetzes, welche ich noch bis in die zweite Larvenperiode verfolgt habe, bot mir nur eine fortlaufende Wiederholung der geschilderten Vorgänge, wozu ich noch bemerke, dass auf den Durchmesser eines Lebercylinders durchgängig zwei Zellen kommen, so dass die Annahme eines denselben durchziehenden feinen Kanälchens auf keine Schwierigkeiten stösst. Für die entwickelten Batrachier ist bekanntlich ein solcher Bau der Leber durch Hering nachgewiesen worden (Nr. 154 S. 94—97), sodass der direkte Uebergang des netzförmigen aus dem Darmblatte hervorgehenden Kanalsystems der embryonalen Leber in den Galle bereitenden und ausführenden Apparat des fertigen Organs unzweifelhaft erscheint; die einzige erwähnenswerthe Veränderung besteht eben darin, dass im ersten Falle die secernirenden Drüsenzellen und das Epithel der Ausführungsgänge noch vollständig gleich sind, in der Folge aber das letztere abgeplattet wird. Alle Bindesubstanzen der Leber werden vom Bildungsgewebe des Visceralblattes geliefert, natürlich stets unter Voraussetzung der Ergänzung durch Dotterbildungszellen.

Die Entstehung des Ductus hepaticus, cysticus und choledochus wäre sehr einfach zu verstehen, wenn der primitive Leberstiel nichts weiter erzeugte. Der gleichzeitige Ursprung des pankreatischen Ganges aus derselben Anlage erschwert die sondernde Erkenntniss um so mehr, als seine Entwickelung nach den genauesten Untersuchungen, die ich darüber anstellen konnte, von zwei getrennten Punkten ausgeht. Die Auffassung, dass der pankreatische Gang gar nicht zum primitiven Leberstiel gehöre, sondern als besonderer Auswuchs

des Duodenums zu betrachten sei, kann die Darstellung desshalb nicht vereinfachen, weil die Anlagen der genannten Gänge und der Gallenblase ursprünglich einen einfachen Sack bilden, der durch allmähliche Abschnürung in jene Theile aufgeht. Zunächst lässt sich die mehr hohe als breite Einschnürung, welche die eigentliche Lebermasse absondert, als unbestrittene Anlage des Ductus hepaticus von dem dahinter liegenden Beutel scheiden, welcher aufwärts in das Duodenum übergeht (*Fig. 298. 372*). Weil sein schmälerer Grund gerade unter der Mündung in den Lebergang sich zu einer anfangs platten Tasche oder der Gallenblasenanlage abschnürt, lässt sich sein Mittelstück, welches in den Lebergang und die Gallenblase unter der geringsten Aenderung seiner Axe sich fortsetzt, als D. choledochus bezeichnen. Die Gallenblasenanlage schiebt sich in der Folge unter die Leber (*Fig. 278*), und indem sie sich zu einer dickwandigen Blase erweitert, verursacht sie einen Eindruck an der Unterseite des weichen auswachsenden Organs und im Anschlusse daran scheinbar auch dessen erste Sonderung in zwei Hälften oder Hauptlappen, von denen der linke sich später noch einmal theilt (*Fig. 371. 379*). Die Seitentheile des beutelförmigen primitiven Leberstiels buchten sich frühzeitig aus, der linke schwächer und etwas tiefer, der rechte stärker und aufwärts, sodass er als länglicher Blindsack der Hinterseite des rechten Leberlappens angeschlossen, mit ihm in der beschriebenen Weise auswächst und dabei an der rechten Seite des Magens auf die dort herabhängende Hauptanlage des Pankreas stösst und sich mit ihr verbindet (*Fig. 278. 279. 360*). Da diese Verbindung sich vollzieht, bevor noch die feinere Ausbildung der Drüse begonnen hat, so kann natürlich eine Grenze, wie weit ein jeder von den beiden genetisch verschiedenen Theilen am Aufbau des ganzen Organs betheiligt ist, nur annähernd bestimmt werden; und wenn ich zur Vereinfachung der Darstellung die aus dem primitiven Leberstiel hervorgehende Anlage bisher als pankreatischen Gang bezeichnete, so will ich jetzt ausdrücklich hervorheben, dass die Mächtigkeit derselben gegenüber derjenigen des Ausführungsganges der Leber es mir höchst wahrscheinlich erscheinen lässt, dass jene Anlage ausser dem Endstücke des pankreatischen Ganges auch noch Theile der eigentlichen Drüsensubstanz erzeuge, dass also die Batrachier, sowie ich es seinerzeit für die Vögel nachwies (Nr. 153 S. 48—51), ebenfalls zwei vollständig getrennte Bauchspeicheldrüsenanlagen besitzen. Die morphologische Entwickelungsgeschichte ihres gemeinsamen bleibenden Ausführungsganges ist aber in der obigen Darstellung noch nicht erschöpft. Die linke Ausbuchtung des primitiven Leberstiels, welche an-

fangs scheinbar isolirt besteht, wird während der folgenden Lageveränderung der Leber mit der rechtsseitigen Anlage des pankreatischen Ganges dadurch verbunden, dass die letztere über die Vorderseite des primitiven Leberstiels nach links hinüber sich von ihm abschnürt und daher endlich in die linksseitige mündet, welche ihrerseits sich allmählich vom D. choledochus bis zum Duodenum absondert (*Fig. 278. 313. 359. 360*). Daraus erhellt, warum der fertige Ausführungsgang der Bauchspeicheldrüse den D. choledochus von rechts her überschreitet, um an dessen linker Seite sich in den Darm einzusenken (*Fig. 373*). Die dorsale Pankreasanlage, welche ich in ihrer ursprünglichen Gestalt mit einem Zwerchsacke verglich, ist von Anfang an mehrfach aber weniger regelmässig als die Leberanlage ausgebuchtet; der überwiegende Theil ihrer Masse neigt nach rechts von der Gastro-Duodenalschlinge und verschmilzt dort mit dem vom Leberstiele hinaufwachsenden Blindsacke, während die kleine, halbkugelig vorragende linke Hälfte am längsten mit dem konkaven Grunde jener Schlinge verbunden bleibt und daher deren Umlagerungen sehr gut kennzeichnet (*Fig. 311. 312. 352. 373*). Diese Verbindung besteht längere Zeit in einer bei der Abschnürung der ganzen Anlage zurückgebliebenen kanalförmigen Kommunikation zwischen dem Innenraum des Darms und des Pankreas, sodass dasselbe nicht nur, wie wir sahen, aus drei getrennten Anlagen hervorgeht, sondern einige Zeit durch zwei an den entgegengesetzten Enden mündende Kanäle mit dem Darme in Verbindung steht. Der zuletzt beschriebene, der Hauptanlage angehörige Gang schwindet aber in der Folge, worauf sich die Drüse von der Gastro-Duodenalschlinge völlig ablöst und so einen der merkwürdigsten Wechsel in den ursprünglichen und späteren Verbindungen und Beziehungen eines Organs zu anderen offenbart. Die weitere Entwickelung der Darmblattanlage beginnt ähnlich wie an der Leberanlage: das sich ausdehnende Blatt erzeugt gegen den Innenraum vorspringende und denselben verengende Falten und zwischen diesen nach aussen gerichtete Blindsäckchen, welche sich allmählich verzweigen. Der verengte Innenraum wird zum centralen Ausführungsgang, die Blindsäckchen ordnen sich zu den ansitzenden Drüsenläppchen an. Diese behalten stets deutliche Lichtungen und scheinen sich nicht stark weiter zu verzweigen, sondern die Drüsenkanälchen länger zu werden, als es sonst bei traubigen Drüsen der Fall ist (*Fig. 376*). Der Umstand, dass obgleich die Entwickelung der Bauchspeicheldrüse derjenigen der Leber anfangs sehr ähnlich ist, bei dem relativ viel späteren Auftreten der weniger zahlreichen und starken Gefässe die Drüsensprossen wohl

dicht zusammengedrängt erscheinen, aber niemals miteinander verschmelzen, dürfte die Auffassung unterstützen, dass die Entwickelung des besonderen Gefässnetzes der Leberanlage auch ihre abweichende Drüsenbildung bedinge.

Der Mitteldarm ist der am spätesten zum vollständigen unteren Abschlusse kommende Darmabschnitt (vgl. S. 265—267). Man macht sich die richtigste Vorstellung von seinem Verhältniss zu den anderen Abschnitten, wenn man sich das Darmblatt als einen weiten Sack denkt, der an beiden Enden (Vorder-, Hinterdarm) blind geschlossen, in der Mitte seiner Unterseite eine grosse Oeffnung besitzt, in welche eine kompakte Masse (Dotterzellenmasse) so weit eingefügt ist, dass sie die darüberliegende Lichtung ausserordentlich verengt (Mitteldarmkanal) und die anstossenden unteren Theile der endständigen weiteren Räume rückwärts und vorwärts abschliesst (Vordarm, Afterdarm). Daher sind auch diese an beiden Enden des Mitteldarmkanals sich abwärts vertiefenden Buchten nicht als vollständige Darmblattbildungen anzusehen, was sofort erhellt, wenn man sich die Dotterzellenmasse durch ihr Homologon bei anderen Wirbelthierembryonen, den flüssigen Nahrungsdotter vertreten denkt: der „Blindsack" des Vordarms ergibt sich dann als die gegen den Dotter weit offene Fovea cardiaca, der „Blindsack" des Afterdarms als die ebenso weit zugängige hintere Darmbucht der Amnioten. Indem aber die gleichsam freien Ränder des sich ausdehnenden Darmblattes die vordere und hintere Fläche der Dotterzellenmasse aufwärts überziehen und sie dadurch von der Begrenzung jener Blindsäcke ausschliessen, an den Enden des Mitteldarms angekommen aber in dessen Darmblattränder umschlagen, welche umgekehrt die Dotterzellenmasse abwärts umwachsen, wird die letztere in eine bruchsackartige, vorn und hinten gegen die endständigen Darmabschnitte abgeschnürte Erweiterung des Mitteldarms eingeschlossen (*Fig. 372. 377*). Diese Bildung unterscheidet sich, besonders wenn wir die mit einer grossen Dotterzellenmasse versehenen Batrachier, z. B. Salamandra maculata berücksichtigen (vgl. Nr. 39 Taf. I), vom Dottersacke der meisten Teleostierembryonen nur durch die seitlich mangelnde Abschnürung eines Darmdotterganges, während in beiden Fällen der innere Dottersack in einer einfachen Erweiterung der Bauchhöhle ruht (*Taf. XX*). Dann ist aber auch die Homologie mit den Amnioten, denen auch die Leibeswand um den Dottersackstiel eingeschnürt wird, leicht verständlich; und selbst die zellige Beschaffenheit des Nahrungsdotters der Batrachier kann nicht mehr als Ausnahme gelten, seit ich die Blutbildung im Nahrungsdotter der Fische und Vögel nachgewiesen und neuerdings dasselbe Verhalten auch

bei den Säugethieren angetroffen habe (vgl. S. 787). Anderseits lässt sich aber der durchweg zellige Nahrungsdotter der Batrachier, indem wir uns nur seine Masse reducirt denken, als Theil der primären Keimblase und der sich darauf einstülpenden Hälfte derselben betrachten; und daraus rechtfertigt sich die Auffassung, dass der Nahrungsdotter der Batrachier, wenn er auch thatsächlich nicht als Theil des Darmblattes bezeichnet werden kann, dennoch aus einem Eitheil hervorgeht, welcher bei geringerer Differenzirung des ganzen Eies in dem gleichmässigen Entoderm der Gastrulaform enthalten ist (vgl. S. 143—145). Sowie aber in diesem Falle der Nachweis der Homologie noch nicht ohne weiteres dieselbe Bezeichnung für die ursprünglich homologen aber verschieden weiter entwickelten Theile gestattet, so werden wir auch den unteren Theil des Mitteldarms der Batrachier nicht schlechtweg einen Dottersack nennen können, um so weniger, als jener Theil, wenn er sich vollkommen geschlossen, d. h. sein Darmblattsack die Dotterzellenmasse vollends in sich aufgenommen hat, auch die entfernteste Aehnlichkeit mit einem abgeschnürten Sacke verliert und der ganze Mitteldarm als die bloss etwas dickere und zudem quer gestellte Mitte des gesammten gewundenen Darmkanals erscheint (*Fig. 353. 354*). Diese Form- und Lageveränderung wird durch die Umbildungen des Vor- und Hinterdarms eingeleitet und bedingt (*Taf. XX*). Die Gastro-Duodenalschlinge entwickelt sich von vorn nach hinten fortschreitend, sodass zuerst ihr vorderer Schenkel sich ausdehnt und dabei in Folge der einmal angeordneten Asymmetrie sich auf die linke Körperseite hinüber biegt, der sich daran schliessende, noch wenig abgesonderte, hintere Schenkel sich quer umlegt, wodurch zugleich dessen Mündung in den Mitteldarm nach rechts rückt (*Fig. 361. 362. 373*). In der Folge trägt nun, wie man es leicht an dem noch angewachsenen linken Pankreaslappen erkennen kann, wesentlich die Verlängerung des Magen-Leberdarms zur Lageveränderung der ganzen Gastro-Duodenalschlinge bei, indem seine untere Hälfte den Pankreasdarm vor sich her schiebend an seine frühere Stelle, von links und oben quer über die Bauchseite nach rechts und wieder aufwärts, tritt, sodass der Verlauf der Gastro-Duodenalschlinge vom Ende des Lungendarms bis zum Uebergang in den Mitteldarm eine Spirale beschreibt (*Taf. XX*). Der letzte auf der rechten Seite quer aufsteigende Abschnitt dieser Spirale zieht aber auch das anstossende Stück des Mitteldarms in dieser Richtung hervor und drängt ferner mit der fortschreitenden Ausdehnungsbewegung dessen Hauptmasse nach links hinter den absteigenden Magen-Leberdarm (*vgl. Fig. 373*). Damit erhält auch der Mitteldarmkanal eine etwas schräge Richtung

von vorn und rechts nach hinten und links und wird auch das Vorderende des Hinterdarms auf die letztere Seite verschoben. Sobald nun der Hinterdarm in sagittaler Richtung nach vorn sich zu strecken beginnt, schiebt er in ähnlicher Weise wie es die Gastro-Duodenalschlinge am Vorderende des Mitteldarms thut, dessen Hinterende vor sich her, legt ihn also vollends in eine quere Lage um (*Taf. XX*). Indem sich zuletzt der Mitteldarm selbst der allgemeinen Verschmächtigung und Verlängerung des Darmkanals anschliesst, zieht sich sein mit dem Hinterdarm verbundenes Ende in eine nach vorn gerichtete Schlinge aus, welche zuerst an der linken Seite des Magen-Leberdarms liegt und darauf während des andauernden Längenwachsthums sich abwärts und rückwärts wendet, um die bekannten Schneckenwindungen auszuführen, durch welche die Gesammtlänge des Darms endlich das 12—13fache der ganzen Körperlänge bis zur Schwanzwurzel erreicht.* Bei dieser Aufwindung des eigentlichen Dünndarms muss natürlich das Mesenterium die Form einer Schraube annehmen, an deren scharfem Rande eben der Darm befestigt ist. Durch diese Entwickelung des Dünndarms wird die gleichfalls stärker gewundene Gastro-Duodenalschlinge ganz nach rechts verdrängt; indem aber während der Metamorphose jene bedeutende Länge des Dünndarms ganz unverhältnissmässig reducirt wird, rückt auch jene Schlinge wieder in ihre frühere quere Lage hinter der Leber.

Während der Abschnürung des Hinterdarms entwickelt sich die zwischen seinem absteigenden Ende oder dem Afterdarm und der Dotterzellenmasse befindliche Seitenplatte nicht in entsprechender Weise zu einer jenen dreieckigen Raum ausfüllenden Fortsetzung des Bauchfellsackes, sondern atrophirt dort zu einer dünnen medianen Bindegewebsplatte, welche mit den seitlich anliegenden Oberhauttheilen eine Fortsetzung der Schwanzflosse vor dem Afterdarm darstellt (*Taf. XVIII Fig. 326, Taf. XXI Fig. 372. 377*). Dieselbe Rückbildung zeigt die Seitenplatte auch im lateralen Umfange des Afterdarms, sodass er in die Schwanzflosse vollständig eingeschlossen einen besonderen, extraperitonealen Darmabschnitt bildet. Dass auch die Bauchmuskulatur jene Vordergrenze der ventralen Schwanzflosse nicht überschreitet und daher den Afterdarm unbedeckt lässt, wurde früher erwähnt, ebenso die Rückbildung desselben in der Larvenmetamorphose und die bei verschiedenen Anuren wechselnde Lage seiner Mündung innerhalb der Flosse (S. 467. 609. 677, *vgl. Fig. 356*). Dort wo der

* Cuvier gibt das bezeichnete Verhältniss bei den Froschlarven auf 1 : 9, 7 an (Leçons d'anatomie comparée, 2. édit. IV. 2. S. 202).

Hinterdarm das Ende der Bauchhöhle erreicht, wächst jederseits eine Hälfte der Harnblase aus ihm heraus, welche durch diese Doppelanlage an ihr Homologon in höheren Wirbelthieren, die Allantois, erinnert. Darüber liegt die Wurzel des Schwanzdarms und die Einmündung der Urnierengänge, sodass diese Region nach der Reduction des Afterdarms als Kloake vom eigentlichen Mastdarm unterschieden werden kann.

Von der Histiogenese des Darmkanals habe ich nur wenig zu berichten. Die Auflösung der in den Mitteldarm aufgenommenen Reste der Dotterzellenmasse geht gegen das Ende der ersten Larvenperiode, wann seine geschilderte äussere Umbildung beginnt, rasch von statten. Die Dotterzellen werden durch die zwischen sie eindringende Interstitialflüssigkeit von einander gelöst und bilden, indem die grösseren Lücken mit der ursprünglichen kleinen Darmlichtung zusammenfliessen, in diesen Raum unregelmässig vorspringende oder bereits in ihm frei suspendirte grössere und kleinere Zellenhaufen, an denen die Auflösung der einzelnen Elemente oft ganz deutlich zu sehen ist (*Fig. 361. 362. 373*). Während der Darmraum dadurch vergrössert, aber seine Zunahme auf den sich verlängernden Kanal vertheilt wird, verwandeln sich die wandständigen Darmblattzellen unter fortschreitender Vermehrung und Verkleinerung in das cylindrische Darmepithel (*Fig. 376*). Solche Bilder, wie sie Remak auf Längstheilungen dieser Zellen bezieht (Nr. 40 S. 160), habe ich niemals wahrgenommen. Alle übrigen Gewebe der Darmwand (Bindegewebe, Muskeln, Bauchfellepithel) liefert das Visceralblatt, natürlich unter Zuziehung von Dotterbildungszellen, aber unter Ausschluss einer irgendwie nennenswerthen Betheiligung der Segmente. Dass die letzteren namentlich nicht das gesammte subepitheliale Gewebe liefern, wie es Schenk für die Vögel wahrscheinlich zu machen sucht (Nr. 155 S. 195 u. flg.), geht wenigstens für die Batrachier daraus hervor, dass erstens das Visceralblatt als angeblich ausschliessliche Epithelanlage des visceralen Bauchfells gar keine glatte Innenfläche behält, sondern gegen das Darmblatt ganz kontinuirlich in unregelmässige Zellenschichten übergeht, und dass ferner der Zugang zu den subepithelialen Darmtheilen vom Lungendarm an bis zum Hinterdarm schon vor dem Eintritt einer regeren Differenzirung des Visceralblattes theils durch die Aorta, die Gefässknäuel der Urnieren, die Gekrösefalten erschwert, theils durch die vollendete Gekrösebildung ganz verschlossen ist (*Taf. XIV. XV*). Ferner spricht für meine Ansicht noch der Umstand, dass das Bildungsgewebe auf der Dotterzellenmasse (Dottergefässschicht) und die Muskelwand des Herzens ganz

unzweifelhaft selbstständige Bildungen des Visceralblattes sind. — Nur an einer Stelle entsteht im Visceralblatte ein besonderes Organ, die Milz. Sie hat keine ursprüngliche morphologische Anlage, sondern erscheint im Mesenterium des Mitteldarms, nahe der Wurzel der A. mesenterica, im Anfange der zweiten Larvenperiode als ein flaches Häufchen indifferenter rundlicher Zellen mit granulirten deutlichen Kernen, welche ich eben desshalb und weil alle umgebenden Zellen alsdann bereits differenzirt erscheinen, für direkte Abkömmlinge der Dotterbildungszellen halte (*Fig. 376*). In den Blutbahnen sind dieselben zu der angegebenen Zeit schon sämmtlich in der Umwandlung in vollständige Blutkörperchen begriffen. Bald darauf tritt jenes Zellenhäufchen als rundliches dem Mesenterium anhängendes Körperchen hervor, ohne dass jedoch seine Innenmasse sich merklich verändert hätte. Ohngefähr zur Zeit, wann die Larve die Hälfte ihrer vollen Rumpflänge erreicht hat, konnte ich an der Milzanlage Folgendes erkennen. Die Anwesenheit einiger weniger, durch ihre gelbliche Färbung, ihre ovale Gestalt und den homogenen Kern wohl charakterisirter Blutzellen liess annehmen, dass alsdann die Gefässe der Milz in der Bildung begriffen seien. Zerdrückte ich eine solche Milzanlage, so stürzte der Inhalt nicht sogleich vollständig heraus, sondern quoll allmählich an vielen Stellen hervor und bestand aus einer grossen Menge freier Zellen, welche ungefärbt, wasserhell, mit grossen zarten leicht granulirten Kernen versehen, also von den darunter gemischten noch äusserst spärlichen Blutzellen sehr leicht zu unterscheiden waren. Aus jenem Verhalten beim Zerdrücken der Milz vermuthe ich, dass sie in jenem Zustande bereits enge geschlossene Hohlräume enthält, in denen die genannten weissen Zellen angehäuft sind. Noch bemerke ich, dass sie in der Grösse sehr schwanken, auch verhältnissmässig zahlreiche Theilungserscheinungen darbieten. Untersuchte ich nun das Herzblut derselben Larven, so fand ich unter der Masse gelber Blutzellen bereits einige den Milzzellen ähnliche Elemente, die aber ebenso spärlich waren wie die gelben Blutzellen in der Milz. An wenig grösseren Larven hatte sowohl die Zahl der Blutzellen in der Milz als auch diejenige der weissen Zellen im Herzblute ansehnlich zugenommen. Da nun von allen Lymphgefässen allenfalls nur der subvertebrale Lymphgefässstamm des Schwanzes eine sehr geringe Anzahl von Lymphzellen liefern könnte, eine andere Quelle der weissen Blutzellen bei den Batrachiern, denen die Lymphdrüsen bekanntlich fehlen, nicht ausfindig zu machen ist, so halte ich es für mehr als wahrscheinlich, dass jene weissen Blutzellen und die Milzzellen als direkte Abkömmlinge der Dotter-

bildungs- oder embryonalen Blutzellen identisch sind. Ueberlegt man, dass die Milzzellen erst dann ihr Organ verlassen können, wann dessen Blutgefässe in genügender Weise gebildet und sekundär mit den Aufenthaltsräumen jener Zellen in Verbindung getreten sind, so stimmen damit meine obigen Beobachtungen vollkommen überein und liefern dadurch einen thatsächlichen Beleg für die von Leydig und W. Müller histiologisch begründete Ansicht, dass die Milz der niederen Wirbelthiere einer Lymphgefässdrüse gleichkomme (Nr. 81 S. 46—52, Nr. 120 I S. 252).

Die Entwickelungsgeschichte des Darmkanals der Batrachier halte ich für besonders geeignet, in dem unbefangenen Beobachter die Ueberzeugung hervorzurufen, dass alle dabei erzielten Bildungen lediglich auf eine einfachste, im wesentlichen überall gleichartige Bewegungsursache zurückzuführen sind, welche erst vermöge der sie formgesetzlich bestimmenden übrigen Embryonalanlagen in jene mannigfaltigen Leistungen übergeführt wird, durch die der fertige Darmkanal mit seinen Anhangsorganen sich auszeichnet. Für das Darmblatt, an welchem die Formbildung des Darmkanals ihren unmittelbarsten und deutlichsten Ausdruck findet, kann wenigstens bei den Batrachiern jede allgemeine Massenzunahme während seiner morphologischen Entwickelung vollständig ausgeschlossen werden: es behält nicht nur sein festes epitheliales Gefüge, sondern bei dem späten Beginn histiologischer Veränderungen auch die embryonale Zusammensetzung seiner dotterhaltigen Zellen, was einer Aufnahme von Dotterbildungszellen sogut wie einer wirklichen endosmotischen Nahrungsaufnahme widerspricht. Auch erfolgt die morphologische Umbildung des Darmblattes stets im Zusammenhange mit einer entsprechenden Verkleinerung und Verschiebung seiner Elemente, sodass die aus der Zellentheilung abzuleitende Bewegungsursache als die bei dieser Entwickelung ausschliesslich wirksame betrachtet werden muss; und seine ursprüngliche epitheliale Form lässt die Zellenbewegung sich wesentlich in einer Flächenausdehnung äussern. Anderseits verbietet die relativ gleichmässige Beschaffenheit aller Abschnitte des Darmblattes ihm innewohnende Differenzen als selbstständigen Ausgangspunkt seiner Formbildung anzunehmen; seine gleichmässig angelegte Ausdehnung gelangt aber zu wirksamer Entwickelung erst dann, wann die umgebenden Embryonalanlagen ihr bereits mannigfach gegliederte Formbedingungen entgegenstellen, sodass die mechanische Wechsel-

wirkung sich bei eingehender Beobachtung eigentlich von selbst ergibt. Daher glaube ich die bezüglichen Erklärungen, welche ich in diesem und früheren Kapiteln (vgl. S. 260—270. 723—725) für die Entwickelung der einzelnen Darmabschnitte gegeben habe, wenigstens im grossen und ganzen als naturgemässe bezeichnen zu dürfen. Dieser wesentlich mechanische Kausalzusammenhang in der morphologischen Entwickelung des Darmkanals lässt sich aber auch über die ersten Anlagen hinaus weiter verfolgen, wenn man überhaupt auf die gleichzeitige Entwickelung der umgebenden Theile achtet. Bisher wurden aber die Umbildungen der sack- oder schlauchförmigen Darmanlage für sich gesondert und vorherrschend an dem relativ ungünstigen Objekte des Vogelembryo beschrieben, sodass entweder auf die Einsicht in jenen Kausalzusammenhang ganz verzichtet oder die Bildungsursachen in den einzelnen Darmtheil selbst verlegt, d. h. der leidigen „histiologischen Differenzirung" oder einem die Erscheinung einfach umschreibenden „Wachsthumsgesetze" alles das aufgebürdet werden musste, wofür eine Erklärung fehlte.

Rusconi gab die ersten schönen, aber leider nicht fehlerfreien Abbildungen von der allmählichen Ausziehung und Aufwindung des Froschdarms (Nr. 6 S. 56. 57 Taf. III)*. Reichert, welcher bekanntlich den im Rumpfe liegenden Darmkanal und Nahrungsdotter der Batrachierembryonen für einen abgeschlossenen und mit Dotter ganz erfüllten Sack hält, lässt das Vorderende desselben zur Zeit, „wo beim Frosch noch keine Spur des Darmsystems in der Bauchhöhle enthalten ist", in die gemeinschaftliche Anlage der Leber und Bauchspeicheldrüse sich verwandeln, und die Lungen überhaupt nicht aus dem Darmkanal, sondern im Zusammenhange mit dem „Kiemenbogenträger" aus dem „Wirbelsystem" entstehen (Nr. 22 S. 24. 74). Vogt hat die Leberanlage von Alytes ziemlich ebenso wie Reichert beschrieben (Nr. 26 S. 58. 77. 92). Erst Remak führte, gestützt auf seine vergleichend-embryologischen Studien, den Darmkanal und seine Anhangsorgane wenigstens auf eine einheitliche Gesammtanlage zurück, obgleich es ihm nicht gelang, die morphologische Bedeutung der letzteren auch nur so weit richtig zu erfassen wie v. Baer (vgl. S. 268. 269). Leber, Pankreas und Lungen sind nach Remak Auswüchse der Darmwand, die beiden ersten an der Bauch- und Rückenseite einander

* Durch die dritte bezügliche Abbildung hat Rusconi den Formzusammenhang zwischen den ersten und den folgenden Entwickelungsstufen vollständig unterbrochen und das Verständniss des allmählichen Uebergangs ganz unmöglich gemacht.

entgegengesetzt und erst nachträglich miteinander verwachsen (Nr. 40 S. 162. 163). Sowie aber diese Verwachsung irrthümlich als eine linksseitige bezeichnet wird, ist auch die von der Leber angeblich unabhängige Bildung der Gallenblase und die Entwickelung eines blinden Pankreasganges vom Organ selbst gegen den Darm hin unrichtig angegeben. Die Entwickelung des Lebernetzes hat Remak ganz unverkennbar unter dem Einflusse seiner bezüglichen Beobachtungen am Hühnchen beschrieben, welche ihn zur Annahme solider Leberbälkchen bewogen; sonst hätte er die Kolben der Leberanlage nicht einfach für verlängerte Zellen halten und bei starker Vergrösserung so zeichnen können (Nr. 40 Taf. IX Fig. 23). Wenn Remak ferner die Lungenanlagen solide nennt, so entspricht dies nicht den soliden Verdickungen des Visceralblattes, welche nach meiner Darstellung der Bildung der hohlen Darmanhänge vorausgehen; sondern Remak hält irrigerweise auch den bereits vorhandenen axialen Darmblattheil der Lungenanlagen für eine solide Bildung, welche erst durch Auseinanderweichen der Zellen hohl werde. Die im allgemeinen richtige Angabe Remak's, worin ihm übrigens Reichert vorausgegangen war (S. 259), dass die innerste Schicht des embryonalen Darmkanals zum Epithel werde, verliert wiederum ihren Hauptwerth durch die früher erörterte Verwechselung der Dotterzellenmasse mit dem eigentlichen Darmblatte (S. 268). v. Bambecke weicht in keinem wesentlichen Punkte von Remak ab (Nr. 63 S. 55—58), sodass sich die sämmtlichen bisherigen Beobachtungen über die vorgeschrittenere Darmentwickelung als ausserordentlich dürftige darstellen.

Ueber die gleichen Vorgänge bei den übrigen Wirbelthieren fehlen mir eigene Untersuchungen in der Ausdehnung, welche ich oben als für eine richtige Erkenntniss des Kausalzusammenhangs nothwendig bezeichnete, und ich kenne auch keine fremden Arbeiten dieser Art; und nur daraufhin, dass ich in den primitiven Darmanlagen eine Uebereinstimmung aller Wirbelthiere nachweisen konnte, habe ich es schon im beschreibenden Theile versucht, den noch ausstehenden Einzeluntersuchungen vorausgreifend einige Vergleichungspunkte hervorzuheben. Was zunächst den Vordarm betrifft, so sehe ich bei den Batrachiern die wichtigsten seiner Formbedingungen darin, dass er durch die Dotterzellenmasse gleichsam fixirt, durch den Uebergang seines Darmblattes auf dieselbe rückwärts und abwärts erweitert, in seiner Ausdehnung aber durch ebendieselbe Masse auf den davor liegenden Raum beschränkt ist, wobei die Perikardialhöhle die günstigsten Bedingungen zum Auswachsen der Leberanlage bietet. Die gleichen ursprünglichen Formbedingungen finde ich am

Vordarm der übrigen Wirbelthiere wieder. Indem der Nahrungsdotter der Teleostier und Amnioten unter das Niveau des Darmkanals hinabsinkt, und die auf ihn übergehende Darmwand durch eine Einschnürung (Darmnabel) in Darmanlage und den inneren Dottersack* geschieden wird, fällt allerdings die bedeutungslose hintere Begrenzung des Vordarmsackes durch den Nahrungsdotter (Batrachier) fort; doch bleibt dieser Darmtheil durch den Vorderrand des Darmnabels, welchen man mit dem Grunde jenes Sackes bei den Batrachiern vergleichen kann, fixirt und nach unten und hinten erweitert, während die Perikardialhöhle seinen Uebergang in den Kopfdarm von unten verengt. Dieser trichterförmig erweiterte hintere Abschnitt des Vordarms der Teleostier und Amnioten entspricht also vollständig dem Vordarmblindsacke der Batrachier, sobald man dessen nicht dazu gehörige, vom Nahrungsdotter gebildete Hinterwand hinwegdenkt, und enthält ebenfalls in seiner unteren Wand die Anlage der Leber, in seiner dorsalen Wand diejenige der Bauchspeicheldrüse. Bei den Teleostiern sehe ich den engen und rückwärts nur an Höhe zunehmenden Vordarm die weite kontinuirliche Leibeshöhle (Perikardial- und Bauchhöhle) wie eine mediane Scheidewand durchsetzen, da er nach seiner Abschnürung noch einige Zeit mit seinem unteren Rande an den Dottersack oder die unteren Blätter der Darmschlussfalten geheftet bleibt. An der Vordergrenze des Darmnabels beginnt dieser erweiterte untere Theil des Vordarms sich nach vorn und etwas links gegen die künftige Perikardialhöhle auszusacken; und indem der Darmnabel von hinten gegen diese Aussackung oder die Leberanlage zusammenzieht, kommt er an ihre rechte Seite zu liegen und kann der atrophirende innere Dottersack sich sogar vor jenes Organ schieben. In dieser Weise hat auch v. Baer die Lagebeziehungen der Leber im Karpfenembryo geschildert und nur darin geirrt, dass er aus der rechtsseitigen Lage der Darmnabelmündung darauf schliesst, dass die Bauchseite des Darms der Fischembryonen ebenso wie bei den Embryonen der Amnioten nach rechts gewandt sei (Nr. 147 S. 32—34). Denn die ersteren legen sich nicht auf die linke um wie z. B. die Vögel (vgl. Nr. 8 I S. 80), sondern umgekehrt auf die rechte Seite; und wenn man dann ihre Medianebene durch den Dottersack fortsetzt, so liegt dessen grössere Hälfte allerdings rechts von jener Ebene, aber gerade

* Nach einem schon v. Baer geläufigen Ausdruck kann man den Dottersack in eine Fortsetzung der Darmwand und der Leibeswand sich geschieden denken, und alsdann die erstere als inneren Dottersack der anderen oder dem äusseren Dottersack entgegensetzen.

weil die Bauchseite des Darms sich nach links verschoben hat. Auch hat v. Baer die Leberanlage richtig als eine Art Ausstülpung beschrieben, deren innere Höhlung sich in die dicke Wand hinein verzweige, ohne dass die Läppchen der letzteren deutlich würden (Nr. 147). Statt diese richtigen Beobachtungen zu bestätigen, lässt Vogt die Leber der Forellenembryonen sich aus einer soliden Zellenmasse entwickeln, welche erst durch eine nachträgliche Aushöhlung mit dem Darm in Kommunikation trete (Nr. 26 S. 58. 92, Nr. 123 S. 175); auch Leydig scheint geneigt, die Leberanlage der Haie für eine blosse Zellenanhäufung zu halten (Nr. 139 S. 116). — Die Perikardialhöhle der Fische bleibt wegen der mangelnden Abschnürung der Leibeswand lange Zeit sehr weit und kann daher durch die viel schmälere Leber rückwärts nicht verschlossen werden; dass dieser Verschluss endlich doch eintritt, dürfte sich dadurch erklären, dass bei der Zurückziehung des schrumpfenden Dottersackes aus dem Boden des Perikardialraumes der letztere bedeutend zusammengezogen und verschmälert wird. Warum bei den Fischen eine Ausdehnung des Vordarms nach vorn unterbleibt und in Folge dessen Brust und Pleurahöhlen fehlen, habe ich schon erläutert (S. 797); der Ursprung der Schwimmblase über der Leber ist ein weiterer Beleg für den Mangel jener Ausdehnung, da dieses Organ von v. Baer mit vollem Recht für eine rechte Lunge erklärt wird. Ich kann sie zu einer gewissen Zeit von den noch nicht thätigen Lungen der Batrachierlarven nicht unterscheiden, und zweifele auch gar nicht an der Richtigkeit der Beobachtung und Auffassung v. Baer's, dass die Schwimmblase während der ersten Zeit der Luftaufnahme als wirkliche Lunge fungire (Nr. 147 S. 33). Die Ausstülpung der Schwimmblasenanlage aus dem embryonalen Darmkanal hat Vogt ebenfalls übersehen, dagegen die Luftaufnahme ebenso wie v. Baer beschrieben (Nr. 123 S. 177).

Ueber die sekundären Umbildungen des Darmkanals der Amnioten habe ich ebenfalls nur wenig zu bemerken. Erwähnt wurde bereits, wie sehr die Beziehungen der Anhangsorgane des Vordarms zur Leibeswand und zum Verschluss des Perikardialsackes und der Pleurahöhlen vernachlässigt wurden; dass sie aber im wesentlichen mit den entsprechenden Verhältnissen der Batrachier übereinstimmen, glaube ich in einigen Durchschnittsbildern bestätigt zu sehen, welche sich in der His'schen Arbeit über die Entwickelung des Hühnchens finden (Nr. 109 Taf. XI). Fig. 13 der 1. Serie zeigt uns den Venensack unter der Lungenwurzel, und da die Abschnürung und seitliche Abplattung des ganzen Embryo bereits vorgeschritten sind, jenen Herztheil bereits in Verbin-

dung mit der Leibeswand. Diese Verbindung würde allein dadurch, dass die Leibeswand bis an das Herz heranrückte, nicht zu Stande kommen, weil das letztere ohne seine Fixirung am Vorderrande des Darmnabels oder an der Leberanlage zu stark bewegt würde; ferner scheint mir auch die letztere, wie es auf dem folgenden Durchschnitte Fig. 14 zu sehen ist, die sie umgreifenden Dotterdarmvenen auseinanderzutreiben und dadurch der Leibeswand zu nähern. Nur darf man die Bestätigung dessen nicht im Texte von His selbst suchen; denn er erklärt jene Leberanlage für die Anlage der Lungen, welche nach hinten offen, zwischen und über den Dotterdarmvenen lägen (Nr. 109 S. 145. 146)! Ferner hat His auf derselben Tafel (Serie IV Fig. 5. 6) eine sehr interessante Bildung wiedergegeben, ohne sie jedoch mit einem Worte zu erwähnen: es sind Durchschnitte eines Lebergekröses, welches rechts vom Magen und dem Netzbeutel zur ursprünglichen Gekrösewurzel aufsteigt und ein Gefäss dorthin leitet. Man braucht diese Bilder nur mit den von mir gegebenen entsprechenden Durchschnitten der Unkenlarven zu vergleichen (*Taf. XX Fig. 359—361*), um sich davon zu überzeugen, dass wir in jener Bildung des Hühnchens dieselbe von mir ausführlich besprochene Gekrösebrücke vor uns haben, welche das Mündungsstück der hinteren Hohlvene vom Herzen und der Leber zur Wirbelsäule hinaufleitet. Mit allen diesen Bemerkungen soll aber der bezügliche Gegenstand nicht als erledigt betrachtet sondern nur ferneren Untersuchungen empfohlen werden.

XII. Die Harn- und die Geschlechtsorgane.

Die gemeinsame Embryonalanlage für die Entwickelung der Harn- und der Geschlechtsorgane ist die Seitenplatte des Rumpfes, und zwar ihr dorsaler Theil, wo die beiden Blätter in der Gekrösefalte ineinander übergehen. Eine „Mittelplatte“ in dem Sinne wie bei den Amnioten lässt sich bei den Batrachiern weder lateral- noch medianwärts abgrenzen, da jene Bildungen ebensowohl auf das Parietalblatt der Leibeswand wie auf das Visceralblatt des Darms übergreifen. Bekanntlich gibt es in den Embryonen der Wirbelthiere zweierlei Harnorgane, die Urnieren und die bleibenden Nieren, von denen jene zuerst entstehen, sehr bald ihre definitive Struktur erhalten und wie es scheint auch in Funktion treten, die anderen später sich zu bilden anfangen und bis zum Eintritt der Funktion eine längere Entwickelungszeit brauchen. Doch fällt die Entwickelung der beiderlei Harnorgane vor diejenige der Geschlechtsorgane, und daher gebührt ihnen der Vortritt in der Beschreibung.

1. Die Urnieren.

Ihre ersten Anfänge erscheinen bereits in der Embryonalperiode zu der Zeit, wann die Seitenplatte sich von den Segmenten zu trennen beginnt. Während die laterale Einkerbung zwischen dem Parietalblatte und den Segmenten entsteht, buchtet sich dasselbe in der Gegend des Vordarms und ohngefähr in der Höhe der Darmlichtung in einer abwärts überhängenden Falte lateralwärts aus, sodass die letztere anfangs nur unten gegen das Parietalblatt abgesetzt erscheint, aufwärts aber noch ohne Grenze in dasselbe übergeht (*Taf. VI Fig. 114*). Indem sich aber dieser beutelförmige Anhang

des Parietalblattes alsbald auch nach oben ausdehnt, also sich von diesem Blatte abzuschnüren beginnt, erscheint er nach den Querdurchschnitten als abgeplattete, mit dem Parietalblatte durch einen hohlen Stiel zusammenhängende, also auch mit der spaltförmigen Rumpfhöhle kommunicirende Tasche (*Taf. VII Fig. 137. 138*). Verfolgt man die ganze Reihe der aufeinander folgenden Querdurchschnitte, so überzeugt man sich, dass die Breite der Tasche nicht gleichmässig bleibt, dass der Stiel in horizontaler Richtung fortläuft, also eigentlich eine hohle Leiste darstellt, und dass endlich die Höhe seines Ansatzes gleichfalls wechselt (*Taf. XIII Fig. 239—241*). Diese Umstände machen es begreiflich, dass eine klare Vorstellung über die Gestalt der ganzen Ausstülpung des Parietalblattes oder der Urnierenanlage aus den Durchschnitten unmittelbar nicht zu gewinnen ist. Und da es unmöglich ist, diese Anlage aus dem weichen Embryo im Zusammenhange herauszupräpariren, so habe ich ein anderes Mittel gewählt sie zu klarer Anschauung zu bringen. An einer lückenlosen Reihe von Querdurchschnitten der betreffenden Embryonen bestimmte ich aus ihrer Zahl und der Länge des zerlegten Körpertheils* ihre durchschnittliche Dicke. Dann zeichnete ich ein Liniennetz, dessen Quadrate die Länge jenes Masses und die Höhe meiner Mikrometereintheilung in gleicher Vergrösserung besassen. Nach dieser Vorbereitung brachte ich die Durchschnitte der Reihe nach unter das Mikroskop und bestimmte alle Grenzen der Urnierenanlage, indem ich ihre Entfernungen von einer durch den ganzen Rumpf sich gleich bleibenden Höhenlinie, nämlich der tiefsten Stelle der Wirbelsaite, mass. Diese Masse bezeichnete ich darauf in dem genannten Liniennetze, ebenfalls von einer bestimmten Horizontalen ausgehend, in der Weise, dass ich die Masse des ersten Durchschnitts in eine senkrechte Kolonne, die Masse des zweiten in die folgende eintrug u. s. w. So wurden auf dem Papier durch die aneinandergereihten Grenzbestimmungen der Querdurchschnitte der Urnierenanlage deren in sagittaler Richtung verlaufenden Umrisse dargestellt. Um die Richtigkeit solcher Konstruktionen zu prüfen, habe ich erstens dasselbe Bild zu verschiedenen Malen durch neue Messungen hergestellt, wobei sich keine nennenswerthen Differenzen herausstellten, ferner stets die beiderseitigen Urnierenanlagen desselben Embryo in der angegebenen Weise gezeichnet, und kann versichern, dass ihre Unterschiede in der Zeichnung nicht grösser waren, als sie auch ganz naturgemäss an anderen paarigen Organen

* Die letztere wurde an Frontaldurchschnitten ganz gleicher Embryonen gemessen.

vorkommen. Die Zusammenstellung der Durchschnittsbilder mit den konstruirten Seitenansichten ergibt nun, dass die vom Parietalblatte sich abschnürende Urnierenanlage an ihrem vorderen Ende aus einer länglichen platten Tasche besteht, welche mit der Bauchhöhle durch eine aufwärts konkav gebogene Längsspalte kommunicirt; dies ist die eigentliche Drüsenanlage (*Fig. 239—241. 247*, *Taf. XXII Fig. 381a*). Von der Stelle, wo ihr unterer und hinterer Umfang zusammentreffen, setzt sie sich röhrenförmig verengt nach hinten fort, und indem diese Fortsetzung in horizontaler Richtung bis zum Hinterdarm sich aus dem Parietalblatte hervorstülpt, aber dann auch sofort als geschlossener Kanal sich von ihm vollständig abschnürt, entsteht der Ausführungsgang der Urniere, der Urnierengang. Auf der folgenden Entwickelungsstufe hat sich das Bild nicht unwesentlich verändert. Die obere, die Verbindung mit der Bauchhöhle enthaltende Hälfte der Drüsenanlage hat sich in der Längsrichtung über den unteren Theil hinaus erweitert, bildet also einen vorderen und einen hinteren Zipfel, welche die Enden der ursprünglichen peritonealen Verbindungsspalte enthalten; indem sich aber die letztere durch eine entsprechende Abschnürung der Drüsenanlage vom Parietalblatte bis auf jene Enden und eine zwischen ihnen gelegene Stelle schliesst, verwandelt sich jene obere Hälfte unserer Anlage in einen horizontalen Schlauch, welcher durch zwei endständige und eine mittlere Mündung, die sich alsbald in kurze Röhrchen ausziehen, mit der Bauchhöhle zusammenhängt (*Fig. 381b*). Die untere Hälfte der früheren Tasche oder der künftige Hauptheil des Organs beginnt unterdessen von jenem oberen Mündungstheile sich abzusondern, wobei natürlich der Ansatz des Urnierengangs abwärts gezogen wird, sodass er hinter der Drüsenanlage bis zu seiner horizontalen Fortsetzung bogenförmig aufsteigen muss (*Taf. XVI Fig. 290. 291*). In der Folge verlängern und verengen sich die beiden Zipfel des Mündungstheils bis zu ihren peritonealen Oeffnungen, wobei sie einen geschlängelten Verlauf annehmen; und auch die mittlere Mündung zieht sich so weit röhrenförmig aus, dass dieser ganze obere Theil der Drüsenanlage in drei Mündungsröhren umgebildet erscheint, welche von ihrer gemeinsamen Wurzel, wo sie in die unpaare Fortsetzung der Drüse übergehen, gegen die Bauchhöhle in Form eines Delta divergiren (*Taf. XVII Fig. 308*). Der untere Theil des Organs dehnt sich in gleicher Weise zu einer immer engeren Röhre aus, deren Durchmesser endlich demjenigen des Ausführungsganges gleichkommt, und deren bedeutende Verlängerung in stetig zunehmenden hin- und her gerichteten Windungen ihren Ausdruck findet, in welche

möglicherweise auch die angrenzenden Abschnitte des Urnierengangs hineingezogen werden (*Taf. XVI Fig. 299—301, Taf. XX Fig. 359—361 Fig. 381 c. d.*). So verwandelt sich die ganze Anlage in einen dichtgewundenen Knäuel, der aber weder aus einer einzigen Röhre noch aus einem quastenförmigen Bündel von Röhren besteht, welche gemeinsam in den Urnierengang zusammenlaufen, sondern uns eine eigenthümliche Verbindung beider Formen zeigt: der knäuelförmig aufgewundene Hauptgang, welcher allein unmittelbar in den Urnierengang übergeht, mündet in die Bauchhöhle mit drei gleichfalls gewundenen divergirenden Armen. In welcher Weise diese Urniere sehr bald nach ihrer ersten Anlage von der Stammvene durchsetzt wird, habe ich schon in der Entwickelungsgeschichte der letzteren angegeben. Das Blut erfüllt dabei die Zwischenräume der Urniere gerade so wie anfangs diejenigen der Leber, ohne von vollständigen Gefässwänden umschlossen zu sein; dagegen bildet sich sehr frühzeitig eine die ganze Urniere einschliessende zarte Haut, welche in die Gefässwand der ein- und austretenden Stammvene sich fortsetzt (*Taf. XIV, XV, XVII Fig. 307—311. 318. 319*). Das ganze Organ bleibt stets dicht am Parietalblatte, also am parietalen Bauchfelle liegen und wird daher von den Segmentschichten und den daraus hervorgehenden Muskeln lateralwärts bedeckt. Die Mündungen der Urniere bleiben gegenüber der Vorderhälfte des Vordarms, jedoch stets über den hervorwachsenden Lungen liegen. Die Urnierengänge folgen den Lageveränderungen der ihnen medianwärts angeschlossenen Stammvenen und gelangen auf diese Weise allmählich in den Retroperitonealraum, wo sie zunächst zwischen dem Parietalblatte und den Stammuskeln, später den Nierenanlagen liegen bleiben (*Taf. XI Fig. 197. 198*). Während sie sich aber rückwärts vom Parietalblatte abschnüren, bildet sich die zweiblättrige Seitenplatte um das hinterste Ende des Hinterdarms zu einer einfachen dünnen Schicht von Bildungsgewebe zurück, sodass die Entwickelung der Urnierengänge an derselben Stelle, nämlich unterhalb der Wurzel des Schwanzdarms eine natürliche Grenze findet, und ihre blinden Enden dort nur durch etwas Bildungsgewebe vom Darmblatte des Hinterdarms geschieden werden (*vgl. Taf. XIII Fig. 242. 243*). Dieses Hinterdarmende wird aber während der Abschnürung der Schwanzdarmwurzel von seiner dorsalen Seite etwas quer ausgezogen, sodass diese beiden seitlichen Zipfel des Hinterdarms gerade auf die danebenliegenden blinden Enden der Urnierengänge stossen und sich darauf mit denselben verbinden. Auf diese Weise erhalten die Urnierengänge eine Mündung in den Darmkanal, und indem das

die beiden Mündungen enthaltende dorsale Ende des Hinterdarms sich vom absteigenden Afterdarme etwas abschnürt, verwandelt es sich in ein kurzes Röhrenstück, durch welches beide Urnierengänge gemeinsam und von hinten her in die spätere Kloake münden (*Taf. XXI Fig. 372. 377*). Dieses gemeinsame Mündungsstück der Urnierengänge, welches nicht aus einer Verschmelzung ihrer Enden hervorgeht, sondern aus dem Darme gleichsam hervorgezogen wird, bildet sich nach kurzer Zeit wieder zurück und lässt die Urnierengänge definitiv getrennt münden.

Wenn die Urniere nun in dem Urnierengange einen unzweifelhaften Ausführungsgang besitzt, so weist der Umstand, dass sie auch mit der serösen Leibeshöhle kommunicirt, darauf hin, dass sie in engeren Beziehungen zu dieser im allgemeinen oder gewissen Einzeltheilen derselben stehe. Allerdings galt auch bisher schon ein in der Nähe der Urniere gelegener Gefässknäuel für ein ihr zugehöriges Gebilde; aber seine Lage innerhalb der serösen Leibeshöhle war meinen Vorgängern ebenso unbekannt wie die Mündungen der Urniere in dieselbe, und die Zustände in der zweiten Larvenperiode, wann die Urniere und ihr Gefässknäuel getrennt, wenn auch nahe beieinander unter dem Bauchfell liegen, sind nichts weniger als geeignet, die Beziehungen beider Theile zu einander über Vermuthungen hinaus festzustellen. Möglich wird dies nur durch die Kenntniss der frühesten Entwickelungszustände jener Organe und ihrer Umgebung und durch Vergleiche mit entsprechenden Entwickelungsvorgängen anderer Wirbelthierembryonen. Hinsichtlich des Ersteren finde ich, dass die seröse Leibeshöhle sich zuerst im Bereiche der noch jungen Urnierenanlage und zwar nur im nächsten Umfange der peritonealen Mündungen dieses Organs öffnet, und dass dieser beschränkte Theil der Bauchhöhle, selbst nachdem sie sich darunter gleichfalls geöffnet hat, dadurch für sich abgeschlossen und nur mit den Urnierenmündungen in Verbindung bleibt, dass während der ursprünglichen Berührung des die Urniere einwärts bekleidenden Parietalblattes und des Visceralblattes des Lungendarms im Verlaufe der Lungenanlagen eine zarte Verbindungsbrücke entsteht, und einige Zeit bestehen bleibt (*Taf. XIV, XV*). Unterdessen hat sich die Anlage des Gefässknäuels aus dem Visceralblatte gebildet, welches gegenüber den Urnierenmündungen die mediale Wand des bezeichneten abgeschlossenen Raumes darstellt. Diese Wand treibt zuerst eine längliche horizontale Leiste hervor, welche anfangs wie die ganze Gekrösefalte noch neben der Darmrinne liegt und erst später über dieselbe hinaufrückt (*Fig. 240. 264. 265*). Diese Leiste könnte man

einige Zeit nach ihrem Entstehen geneigt sein als hohle Ausstülpung des Visceralblattes zu bezeichnen, in welche nachträglich locker zusammenhängende Zellen eingewandert seien. Wenn man aber erkannt hat, dass das Visceralblatt schon vor dieser Bildung in eine äussere epitheliale und eine lockere innere Zellenschicht zu zerfallen begonnen hat (S. 811), und darauf die erstere in den äusseren Ueberzug der Leiste, die andere in deren Inhalt übergehen sieht, so wird man die Anlage des Gefässknäuels eine solide nennen müssen und mit der darunterliegenden für die Lunge bestimmten Verdickung des Visceralblattes vergleichen können, an der auch von Anfang an zwei entsprechende Zellenschichten sich absondern, das Pleuraepithel und die weniger fest gefügte Anlage der subepithelialen Gewebe. Jene unter der Gekrösefalte entstandene Leiste schnürt sich gegen das übrige Visceralblatt immer mehr ab und rückt dabei bis zur späteren Gekrösewurzel hinauf, sodass daraus erhellt, dass das Mesenterium eigentlich nicht aus der primären Gekrösefalte sondern vom ursprünglichen Darmtheile des Visceralblattes hervorgezogen wird (*Taf. XIII—XV*). Da dasselbe Verhältniss längs der ganzen Anlage der bleibenden Nieren und der Geschlechtsorgane sich wiederholt, indem dieselben aus jener primären Gekrösefalte hervorgehen, will ich die letztere die Uro-Genitalfalte nennen, mit dem Bemerken, dass sie ausserhalb des Bereichs der Uro-Genitalorgane die Bedeutung einer einfachen Gekrösefalte behält. Jene innere lockere Zellenmasse der Gefässknäuelanlage der Urniere verwandelt sich nun ziemlich bald in eine unregelmässig geformte Gefässanlage, die mit der Aorta nachträglich in Verbindung tritt, und alsdann von derselben aus mit Blut gefüllt wird (*Fig. 279. 280*). Durch zahlreiche Ausbuchtungen gewinnt der Gefässknäuel ein traubiges Aussehen, welches mir noch dadurch verstärkt zu sein scheint, dass die Zellen der äusseren Epithelschicht nicht eine glatte Fläche bilden, sondern höckerig vorragen (*Fig. 307. 308*). Wie der Kreislauf in diesem Gefässknäuel eigentlich vor sich geht, weiss ich nicht; doch dürfte derselbe kaum von grösserer Bedeutung sein, da der ganze Gefässknäuel, wie ich gleich erklären werde, nur eine rudimentäre Bildung zu sein scheint.

Fassen wir die früheren Zustände der Urniere ins Auge, so ist es nach unseren übrigen Kenntnissen vom Nierenbau sehr nahe gelegt, den vom Gefässknäuel gleichsam eingestülpten, mit den Urnierenkanälen unmittelbar kommunicirenden, sonst aber ziemlich vollständig abgeschlossenen Theil der allgemeinen Bauchhöhle mit dem erweiterten, einen Malpighi'schen Gefäss-

knäuel umfassenden Ende eines Harnkanälchens — ich will es kurz „Harnkanalkapsel" nennen — zu vergleichen. Nun wird aber bei unserem Thiere der Vergleich ganz wesentlich durch den Umstand gestört, dass jener Abschluss des genannten Raums sehr bald aufhört, und der letztere wieder in die allgemeine Bauchhöhle aufgeht, theils bevor, theils gleich nachdem der Gefässknäuel Blut aufgenommen hat (*Taf. XV, XX*). Allerdings sind im Grunde genommen alle Hohlräume der ganzen Urniere umgewandelte Theile der ursprünglichen Bauchhöhlenanlage, welche mit derselben zunächst in Verbindung bleiben; und anderseits bleibt der Gefässknäuel in seiner ursprünglichen Lage, dicht vor den Mündungen der Urniere, sodass, solange er ein Exkret liefern sollte, dieses zum Theil von den Urnieren aufgenommen werden könnte, also der zwischen beiden befindliche Raum seiner ihm ursprünglich bestimmten Aufgabe getreu bliebe. Immerhin lässt sich nicht läugnen, dass durch seine vollständige Eröffnung in die Bauchhöhle die ganze Einrichtung des harnleitenden Apparats mangelhaft geworden ist, gegenüber der ersten Anlage eine Rückbildung erfahren hat, sodass man fragen könnte, ob die Aehnlichkeit der in Rede stehenden Bildungen mit den bekannten Einrichtungen eines Harnapparats allein genügt, den oben ausgeführten Vergleich zu begründen, und ob nicht die Urnierenanlage im engeren Sinne mit der sie durchströmenden Stammvene für sich allein einen primitiven Harnapparat darstelle und mit dem Gefässknäuel gar nicht in Verbindung zu bringen sei. Die Untersuchung des Forellenembryo hat mir einen vollkommen entscheidenden und befriedigenden Aufschluss über jene bei den Batrachiern zweifelhaften Verhältnisse geliefert. Bekanntlich hat Rosenberg den Nachweis geliefert, dass die Teleostierniere im allgemeinen aus zwei verschiedenen Anlagen hervorgehe, von denen die eine (Kopfniere) der Urniere, die andere (Bauch- und Kaudalniere) der bleibenden Niere zunächst der Batrachier entspreche (Nr. 156). Ich kann dieses Resultat nach meinen Beobachtungen an der Forelle im allgemeinen durchaus bestätigen, muss aber eben desshalb die Entwickelung der Kopfniere des Hechtes, wie sie uns Rosenberg beschreibt, für viel weniger geeignet erklären, um jene Homologie nachzuweisen. Rosenberg's Darstellung lautet folgendermassen (a. a. O. S. 41 u. flg.). Der Urnierengang entsteht als Ausstülpung der Hautplatte (Parietalblatt) und schnürt sich darauf von derselben zu einem geschlossenen Kanal mit blindem Vorderende ab; das letztere erweitert sich in der Folge, rückt über der ursprünglichen Gekrösefalte (Uro-Genitalfalte) medianwärts gegen die Aorta vor und wird alsdann von einer aus der letzteren

hervorwachsenden Gefässschlinge eingestülpt, wodurch eben der Gefässknäuel der Urniere entstehe. Eine darauf folgende Aufknäuelung des Urnierengangs in der Gegend des vom Gefässknäuel eingestülpten Endes bilde die eigentliche Urniere; die beiden Gefässknäuel vereinigen sich unter der Aorta zu einem Körper. — Meine an Forellenembryonen angestellten Untersuchungen ergeben etwas andere Resultate. Während der Urnierengang in seinem grössten Theile sich vom Parietalblatte abschnürt, ist sein Kopfende von Anfang an in einer solchen Ausdehnung angelegt, dass die mediale Abschnürungsfalte sich auf dem Visceralblatte des Darms befindet (*Taf. XXII Fig. 382*). Dieses Kopfende des Urnierengangs oder die von seinem übrigen Verlaufe so wesentlich unterschiedene Anlage der eigentlichen Urniere erscheint daher von ihrer engen Mündung in die Bauchhöhle auswärts zum Uebergange in den Urnierengang, einwärts aber in die Uro-Genitalfalte ausgebuchtet und kommt daher dort in Folge des Zusammentreffens beider Uro-Genitalfalten mit ihrem Gegenstücke in Berührung. Die unter dieser medialen Bucht der Urnierenanlage gelegene Visceralblattfalte ist gleich anfangs so breit, dass nur ihr unterer Rand mit der gegenüberstehenden Parietalblattfalte sich zum Abschluss der ganzen Urniere verbindet, während ihr oberer Theil die Lichtung der letzteren lateralwärts verengt und alsbald wie ein eingedrückter Theil ihrer Innenwand erscheint. Es ist dies, wie sich aus dem Folgenden ergibt, die ursprüngliche Anlage des Gefässknäuels. Während dieser Bildungen ist eine Aorta noch gar nicht vorhanden und sind die sich berührenden medialen Enden beider Urnieren oder eben die Uro-Genitalfalten von der Wirbelsaite durch die zusammengeflossenen unteren Theile der inneren Segmentblätter getrennt. Indem sich darauf der Darmblattschlauch senkt und so zwischen den Anlagen der Gefässknäuel heraustritt, schnürt sich das Visceralblatt jederseits an der Grenze dieser beiden Theile ein; und indem beide Blätter sich dort zum definitiven Gekröse vereinigen, scheiden sie den Darm vollends von den beiden nun mehr gegen einander offenen Gefässknäuelanlagen ab (*Fig. 383*). Unterdessen hat sich im Innern der letzteren gerade so wie bei den Batrachiern eine lockere Zellenmasse angesammelt, welche durch ein geringes Auseinanderweichen der sie oben abschliessenden Uro-Genitalfalten zunächst mit dem erwähnten Bildungsgewebe der Segmente und durch dieses mit der gleichzeitig gebildeten und der Wirbelsaite dicht angefügten Aorta in Verbindung tritt. Diese Innenmasse der Gefässknäuelanlagen kann, solange die Uro-Genitalfalten in Berührung bleiben, nur vom Visceralblatte selbst abstammen; später

mögen reichliche Dotterbildungs- oder Blutzellen dieses Bildungsgewebe vermehren, aus welchem die Gefässanlagen jedenfalls unabhängig von der Aorta entstehen. — Es erhellt aus dem Voranstehenden, dass bei der Forelle abweichend von der Rosenberg'schen Darstellung bezüglich des Hechtes 1. das Kopfende des Urnierengangs den ganzen Bereich der Uro-Genitalfalte mit umfasst, also auch einen Theil des Visceralblattes einschliesst, dadurch aber von Anfang an als besondere Anlage der eigentlichen Urniere sich darstellt, 2. dass das eingeschlossene Visceralblattstück den Gefässknäuel unabhängig von der späteren Verbindung mit der Aorta anlegt, 3. dass der zwischen denselben und den Anfang des eigentlichen Urnierengangs ohne Lageveränderung eingeschlossene Abschnitt der serösen Rumpfhöhle zu einer Harnkanalkapsel wird. Die Richtigkeit der Rosenberg'schen Darstellung vorausgesetzt, erscheinen die Unterschiede zwischen derselben und meinen Untersuchungen in Bezug auf die allgemeine Auffassung nicht bedeutend, da man eigentlich nur die Grenze von Parietal- und Visceralblatt zu verschieben braucht, um im wesentlichen auf dasselbe Resultat hinauszukommen. Nur in Betreff der Gefässknäuelbildung von der Aorta her, worüber Rosenberg selbst übrigens sich nicht ganz sicher ausspricht (Nr. 156 S. 48), muss ich seine Angaben schon desshalb bezweifeln, weil es unwahrscheinlich klingt, dass die Aorta erst über den beiden Urnieren, dann ganz zwischen ihnen und endlich wieder über ihnen liege (vgl. Nr. 156 Fig. I, II, VI). Für den Vergleich mit den Batrachiern ist aber der Befund an den Forellenembryonen ungleich geeigneter. Die Harnkanalkapsel ihrer Urniere mit der ursprünglich in sie eingeschlossenen Uro-Genitalfalte und den Gefässknäuelanlagen entspricht auf das vollständigste jener zweifelhaften Harnkanalkapsel der Urniere bei den Batrachiern, welche sich von der ersteren nur dadurch unterscheidet, dass sie den unvollkommenen Abschluss gegen die Bauchhöhle alsbald völlig zurückbildet und dadurch den eingeschlossenen Theil der ursprünglichen Bauchhöhle ihr wieder zurückgibt (*vgl. Fig. 278—280. 360. 382. 383*). Diese Eröffnung und Zurückbildung der Harnkanalkapsel macht es aber sehr unwahrscheinlich, dass der Gefässknäuel dennoch weiter funktionirte, weil unter solchen Umständen gerade der grössere Theil des Sekrets unfehlbar in der Bauchhöhle sich ansammeln müsste; und anderseits ist aus ähnlichen Gründen die Fortdauer der peritonealen Urnierenmündungen sehr zweifelhaft. Wenn es daher feststeht, dass die Urniere wenigstens der Unkenlarven der Kopfniere der Forelle vollständig homolog angelegt wird, so sprechen doch alle Beobachtungen

dafür, dass von der ersteren der mediale Gefässknäueltheil rudimentär bleibt und sehr bald bis zur Funktionsunfähigkeit sich zurückbildet, dass aber der laterale Theil alsdann für sich allein, durch die unmittelbare Wechselwirkung zwischen den gewundenen Röhren und dem sie allseitig umspülenden Stammvenenblut, in der Art einer einfachen Knäueldrüse, z. B. einer Schweissdrüse, funktionirt. Bekanntlich verödet aber auch die Urniere noch in der Larvenzeit, während der Urnierengang eine andere Bestimmung erhält.

2. Die bleibenden Nieren.

Diese Organe entwickeln sich aus der Uro-Genitalfalte ohngefähr von der Stelle an, wo der absteigende Hohlvenenabschnitt sich später mit der rechten Stammvene verbindet, bis gegen das Schwanzende hin. In jener Falte behalten die Embryonalzellen ihre ursprüngliche Grösse, während sie im übrigen Parietal- und Visceralblatte noch in der ersten Larvenperiode nach Ablösung einer inneren lockeren Schicht von Bildungsgewebe an der freien Oberfläche zum Peritonealepithel werden. Etwa zur Zeit, wann die Stammvenen unter den medialen Rand der Segmente vorrücken, dringen die grosszelligen Uro-Genitalfalten jederseits in einer Reihe von schlauchförmigen Sprossen zwischen die Aorta und die Stammvenen ein; diese hohlen Sprossen schliessen sich dabei bis auf eine Spaltöffnung, welche die beiden Blätter bleibend auseinanderhält (*Taf. XI Fig. 197. 198, Taf. XXI Fig. 372. 376*). Während darauf die beiden Stammvenen zur Medianebene zusammenrücken, werden jene Sprossen der Uro-Genitalfalten seitwärts über die Venen und die ihnen aussen anliegenden Urnierengänge gehoben und endlich von ihren zwischen den Venen zusammengedrückten Stielen abgelöst. Die auf diese Weise von den Uro-Genitalfalten getrennten und in das Bildungsgewebe des Retroperitonealraums eingebetteten kleinen Schläuche sind nun die Anlagen der bleibenden Nieren; die an der Gekrösewurzel zurückbleibenden Reste der Uro-Genitalfalten entwickeln dagegen die Geschlechtsorgane. Die Zellen, welche die spaltförmige Lichtung der getrennten Nierenschläuche umschliessen, nehmen alsbald nicht nur an Zahl, sondern nach der Umwandlung der Dottersubstanz auch an Masse zu; in Folge davon beginnen die Schläuche sich auszudehnen und erhalten eine grössere, stetig wachsende Lichtung. Dabei zieht sich aber der gedrungene, dickwandige Schlauch nicht etwa gleichmässig zu einer schlanken Röhre aus, sondern die Ausdehnung überwiegt sehr bald am unteren Umfang, welcher

röhrenförmig und wegen des beengten Raumes immer mehr sich aufwindend zwischen die Hohlvene und den Urnierengang hervorwächst, welcher letztere dadurch seitwärts gedrängt wird; der obere Theil des ursprünglichen Schlauches bleibt aber gleichsam als Vorrath für die fortdauernde Ausdehnung der von ihm ausgehenden schlanken Röhren noch einige Zeit in der früheren Gestalt, nämlich als sehr enger, dickwandiger Blindsack, dessen grosse Zellen ausserordentlich gedrängt erscheinen und ganz allmählich in das flachere Epithel der relativ fertigen Harnkanälchen übergehen. Dies erkennt man an Querdurchschnitten, welche aber wegen der vielfachen Windungen der auswachsenden Harnkanälchen deren ganzen Verlauf und Zusammenhang nicht übersehen lassen. Präparirt man die ganzen Nierenanlagen einer Seite aus jungen Larven im Beginn der zweiten Larvenperiode heraus und bringt sie im Zusammenhange unter das Mikroskop, so erkennt man sofort, dass die Entwickelung der Nierenanlagen vorn früher beginnt und schneller fortschreitet als hinten, wodurch während längerer Zeit die Nieren rückwärts verjüngt auslaufen (*Taf. XX Fig. 363*). Dieser Umstand gewährt den Vortheil, die einzelnen Entwickelungsstadien neben einander verfolgen zu können, wobei ich darauf aufmerksam mache, dass die Salamandra maculata viel schönere und klarere Bilder der Nierenentwickelung bietet, als alle anderen von mir untersuchten Batrachier. Solche Präparate lassen nun weiter erkennen, dass jeder primitive Nierenschlauch nicht etwa in eine einzige Röhre, sondern in eine ganze Gruppe von solchen auswächst, worauf einzelne dieser röhrenförmigen Auswüchse sich vom Stamme ablösen und selbstständig weiter wachsen und sich aufwinden (*vgl. Taf. XXI Fig. 375* und Nr. 64 Fig. 46). So entstehen anfangs neben einander liegende getrennte Knäuel von kürzeren und längeren Röhren, welche aber während des weiteren Wachsthums zusammenstossen und sich verbinden; denn wenn es auch nicht möglich ist, die einzelnen gewundenen Röhren zu isoliren und ihren ganzen Verlauf zu verfolgen, so schliesse ich doch auf jene sekundären Verbindungen der ursprünglich getrennten Anlagen aus dem Umstande, dass später auch keine Spur jener Trennung bei der Unke anzutreffen ist. Ziemlich frühe erscheinen die Anlagen der Gefässknäuel der bleibenden Nieren, welche so wenig wie an der Urniere Erzeugnisse schon bestehender Gefässe sind, vielmehr vollständig aus den primitiven Nierenschläuchen selbst hervorgehen, wie es bereits Kupffer von den Säugethieren angab (Nr. 151). Dies ergibt sich einfach daraus, dass die Gefässknäuel bis zu einem gewissen Grade entwickelt erscheinen, bevor noch irgend ein Gefäss in der

Niere auftritt. Ich sehe nämlich einzelne der blinden Röhrenenden sich verdicken, sodass ein Zellenpfropf nach innen gegen die Lichtung vorwächst; indem sich nun die letztere um den kugeligen Pfropf ausdehnt, erscheint das blinde Röhrenende kapselartig erweitert und gleichsam seine Mündung von dem ersteren ausgefüllt (*Fig. 375*). In dem Masse als der Zellenpfropf wächst, platten sich die Zellen der dadurch erweiterten Kapsel immer mehr ab, sodass sie am Uebergange in das unveränderte Harnkanälchen ziemlich unvermittelt an dessen dickere Elemente sich anschliessen. Einen Uebergang dieses Plattenepithels auf die Innenfläche des Zellenpfropfes oder was dasselbe ist, eine epitheliale Absonderung der diese Fläche bildenden Zellen habe ich nicht erfolgen sehen, ebenso wenig alle Stufen der Vaskularisirung jener Gefässknäuelanlage verfolgt; nach den Erfahrungen bei der Urniere zu schliessen, dürften auch in der Niere die kompakten Zellenmassen jener Anlagen sich erst zu einem lockeren Bildungsgewebe ausdehnen, bevor Fortsetzungen der die Zwischenräume der Niere durchziehenden Gefässe in sie eindringen. Ob alle einzelnen primitiven Harnkanälchen Gefässknäuel bilden, weiss ich nicht; doch unterscheiden sich die mit solchen versehenen in keiner Hinsicht von anderen, welche dieselben noch nicht besitzen, vielleicht auch nie erhalten. Und wenn es auch nicht gelingt, die späteren Verbindungen der auswachsenden Harnkanälchen zu verfolgen, so glaube ich doch annehmen zu dürfen, dass sie ohne ein bestimmtes Gesetz aus den zufälligen Anpassungen der Lage und der beginnenden Funktion erfolgen, ähnlich wie es bei den Gefässverbindungen geschieht. Die Verbindung der Harnkanälchen mit dem Urnierengange erfolgt erst in der Mitte des Larvenlebens. Schon vorher war dessen mediale Wand durch die einzelnen Gruppen der Harnkanälchen eingedrückt, sodass er zwischen denselben scharfe Vorsprünge erhält (*Fig. 375*). Auch dieses Verhalten finde ich an Salamanderlarven deutlicher ausgeprägt. Von diesen Vorsprüngen entwickeln sich kurze Röhrenstämmchen, welche aber dünner sind als die Harnkanälchen, daher nach ihrer Verbindung mit denselben sich immer vor ihnen auszeichnen. Auch finde ich sie bei den Unkenlarven gewöhnlich ebenso pigmentirt wie den Urnierengang, sodass man sie auf den ersten Blick unterscheiden und ihren geringeren Durchmesser erkennen kann. Wie diese Mündungsstücke der bleibenden Niere sich von dem Urnierengange bis zu seinem letzten Abschnitte ablösen, habe ich nicht weiter beobachtet, bin aber von der Richtigkeit der Angabe Wittich's überzeugt, dass dies durch allmählich fortschreitende Abspaltung erfolge (Nr. 37 S. 139). Nur muss dazu bemerkt werden, dass, wie es Leydig unzwei-

deutig nachwies (Nr. 81 S. 73, Taf. III Fig. 25. 26), Wittich sich entschieden versehen hat, wenn er jene Abspaltung gerade für die männlichen Unken in Abrede stellt und den Urnierengang in den Harnsamengang sich verwandeln lässt (Nr. 37 S. 135).

3. Die Geschlechtsorgane.

Was von der grosszelligen Uro-Genitalfalte nach der Abschnürung der Nierenschläuche an der Gekrösewurzel zurückbleibt, dient zur Anlage der Geschlechtsorgane; und zwar beginnt ihre Entwickelung zuallerletzt von allen aus den Embryonalanlagen hervorgehenden Körpertheilen. Daher schwindet auch die Dottersubstanz in den grossen Zellen der Geschlechtsdrüsenanlagen später als in allen übrigen Zellen des Larvenkörpers. Diese Zellen rücken im Anfange der zweiten Larvenperiode an der Gekrösewurzel, unter dem späteren medialen Rande der Niere zusammen und bilden jederseits eine lange Leiste, welche durch die unregelmässig neben und hinter einander angeordneten grossen runden Zellen ein traubiges Ansehen hat *(Taf. XXI Fig. 372. 377)*. Bei ihrer weiteren Entwickelung sondert sich diese Leiste in zwei Abschnitte. Der kleinere vordere, welcher auf die nächste Umgebung des Ursprungs des absteigenden Hohlvenenabschnittes beschränkt ist, beginnt sehr bald kleine Sprossen gegen die Bauchhöhle zu treiben, welche fingerförmig auswachsen und sich in den bekannten Fettkörper verwandeln (*Taf. XX Fig. 363*). Der hintere längere Abschnitt der Leiste, die eigentliche Geschlechtsdrüsenanlage, wächst unter Verkleinerung und Vermehrung ihrer Zellen gleichmässig nach unten aus, wobei insbesondere ihre oberflächliche Zellenlage sich dem übrigen Peritonealepithel kontinuirlich anschliesst. Dadurch kann unter Umständen das Bild einer Falte entstehen, deren Inneres mit anderen Zellen angefüllt ist (*Fig. 1. 2*). Doch lässt sich die ganze Leiste leicht auf eine einfache Verdickung der Zellenschicht der Uro-Genitalfalte, also auf eine durchaus einheitliche Anlage zurückführen, und zeigt sich auch fernerhin kein Unterschied in der Entwickelung ihrer peripherischen und centralen Elemente, wie ich es schon in der Entwickelungsgeschichte des Eierstocks hervorhob, welche mit der eben beschriebenen Entwickelungsstufe begann (vgl. S. 10 u. flg.). Es wurde dort auch schon bemerkt, dass die Geschlechtsdrüsenanlagen anfangs geschlechtlich nicht geschieden sind, sodass die ganze Beschreibung der ersten Umbildung jener Zellenmassen sowohl für den Eierstock wie für den Hoden gilt. Auch der letztere entwickelt

sich also aus den durch Zellenverschmelzung entstandenen Follikeln, sodass seine endliche Bildung sich erst durch nachträgliche Abweichungen vom Bildungsgange des Eierstockes ergibt. Die letzteren beginnen allerdings schon vor der Larvenmetamorphose, fallen aber anfangs, wenn man die Entwickelung nur vorwärts verfolgt, nicht in die Augen. Denn einmal treten sie bei dem langsamen Fortschritte der Geschlechtsdrüsenentwickelung nur sehr allmählich auf, und zweitens betreffen sie zunächst noch keine Neubildungen, sondern bestehen vielmehr in einer Art Stillstand der begonnenen und in ihrem direkten Fortgange zur Eierstocksbildung führenden Follikelentwickelung. Statt dass nämlich die einzelnen noch indifferenten Follikel durch energisches Wachsthum sich zu den Anlagen junger Eierstockseier ausbilden, bleiben sie in den künftigen Hoden im Wachsthum durchaus zurück, sodass, während immer neue dazu entstehen, die älteren sich viel weniger von denselben unterscheiden als in den Eierstocksanlagen. Daher erscheinen die Hodenanlagen beinahe bis zum Eintritt der Larvenmetamorphose nur als in der Entwickelung etwas zurückgebliebene Eierstöcke, die sich daher mehr äusserlich, durch die schmächtigere kürzere Gestalt vor den andern auszeichnen. Dieser Eindruck wird noch dadurch verstärkt, dass unter den der Metamorphose entgegengehenden Larven, deren relatives Alter oder Zustand der Reife durch äussere Merkmale, die Ausbildung des Kopfes und der Glieder, Rückbildung des Schwanzes u. s. w., leicht bestimmt werden kann, unter gleichen Umständen und im allgemeinen die künftigen Weibchen die Männchen an Grösse übertreffen. Ich will damit natürlich nicht ohne weiteres das Gesetz aufstellen, dass die kräftigere Ernährung des Larvenkörpers unbedingt das weibliche Geschlecht erzeuge; wenn aber die erste Scheidung der indifferenten Genitaldrüsenanlagen nach dem Geschlechte nachweislich dadurch erfolgt, dass die Entwickelung derselben bei den künftigen Männchen gegenüber derjenigen der künftigen Weibchen zurückbleibt, und damit auch das Wachsthumsverhältniss des ganzen Körpers, wenigstens bei den äussersten Grössenunterschieden meist übereinstimmt, so sehe ich nicht ein, warum man der Ernährung der Larven nicht einen wesentlichen Einfluss auf die Erzeugung der Geschlechter einräumen sollte.

Sehen wir uns die Textur der Hodenanlagen älterer Larven an, so erscheinen manche Follikel ganz unverändert, einkernig, aber gegenüber den gleich alten Eifollikeln sehr klein; ich halte sie wegen ihrer relativen Formvollendung für die ältesten Follikel. An den anderen, jüngere Entwickelungsstufen darstellenden Follikeln fällt es auf, dass die Verschmelzung der centralen Zellenkerne

zu keimbläschenartigen Bildungen nirgends über die ersten Anfänge hinaus fortgeschritten ist, und anderseits umgekehrt wie in den Eierstocksanlagen mit der Grösse der Follikel nicht zu- sondern abnimmt, sodass die grössesten Follikel auch am weitesten zurückgeblieben erscheinen, die am meisten getrennten Kerne enthalten. Es versteht sich daraus, dass solche Follikel weniger klar sind als die kleineren mehr eiähnlichen und daher dem frischen Organ ein etwas fleckiges Ansehen verleihen. Eine bestimmte Anordnung der beiderlei Follikelformen, sodass die einkernigen kleinen und klaren ausschliesslich die Oberfläche, die anderen also das Innere des Organs einnähmen (WITTICH), muss ich nach der Untersuchung zahlreicher querer und longitudinaler Durchschnitte vollständig in Abrede stellen; sie sind unterschiedslos durch das ganze Organ vertheilt, und nur an einzelnen Stellen sah ich bei Fröschen die kleineren Follikel kranz- oder röhrenförmig um die grösseren angeordnet, aber natürlich ohne Bezug auf Peripherie und Centrum des Organs. Vergleicht man nun wieder die einzelnen Follikel mit einander, so ergibt sich ferner, dass die grössesten, scheinbar am meisten gewachsenen nicht nur die am meisten getrennten, sondern auch die zahlreichsten Kerne einschliessen. Ueberlegt man, dass die ganzen Hodenanlagen in jener Zeit gar nicht wachsen, und da eine wirkliche Atrophie einzelner Follikel nicht zu konstatiren ist, auch die übrigen sich nicht wohl durch Wachsthum vergrössert haben können, so bleibt nur die Annahme übrig, dass sie aus der Verschmelzung mehrer kleiner Follikel hervorgingen. Dies ergibt sich auch immer deutlicher an den jungen Unken nach beendigter Larvenmetamorphose: die Follikel — um zunächst noch bei diesem Ausdrucke zu bleiben — werden immer weniger zahlreich, indem an Stelle vieler geschwundener nur einzelne ganz grosse Follikel treten, an denen oft die Spuren der Verschmelzung aus einer Gruppe kleinerer in den Resten ihrer früheren Wände deutlich wahrzunehmen sind, und welche daher geräumige und unregelmässig ausgebuchtete Höhlungen mit einer ausserordentlich grossen Anzahl freier Zellenkerne im Innern darstellen.* An jungen Unken, die ich nach ihrer Grösse für mindestens einjährige halten musste, waren die kleinen einkernigen Follikel bloss auf die engen Zwischenräume zwischen jenen grossen Höhlen beschränkt, die letzteren aber in ihrem Inhalte nicht verändert, woraus

* Ich habe Abbildungen der Hodenentwickelung mir ersparen zu können geglaubt, da man sich an den Bildern der embryonalen Eierstöcke bloss die vielkernigen Follikel im Verhältniss zu den einkernigen ausserordentlich vergrössert zu denken braucht, um das Bild der bezüglichen Struktur des Hodens zu erhalten.

hervorgeht, dass die Entwickelung der eigentlichen Hodensubstanz vollständig in das spätere Leben unseres Thieres gehört. Ich habe sie auch nicht weiter verfolgt als bis zu dem angegebenen Zeitpunkte, glaube aber, dass in den beschriebenen schlauchförmigen Höhlen die Anlagen der Hodenschläuche unzweifelhaft erkannt werden dürfen.

Ein Rückblick auf die Entwickelung der beiderlei Geschlechtsdrüsen liefert das Ergebniss, dass beide Formen aus völlig gleichen Anlagen hervorgehen und sich erst dadurch scheiden, dass im künftigen Eierstocke die einmal begonnene Entwickelung in der Follikelbildung fortdauert, im künftigen Hoden dagegen neben einem Stillstande in der Fortbildung der schon fertigen Follikel die Ausbildung der jüngeren auf einer niedrigeren Stufe stehen bleibt, sodass wenigstens für die Anlage des Hodens der Ausdruck berechtigt erscheint, dieselbe gehe hervor aus einem gewissen Rückschritte des früher eingeschlagenen und im Eierstocke fortdauernd eingehaltenen Entwickelungsganges. Die fertige Hodenbildung ist aber das Resultat weiterer sich an den letzteren Zustand anschliessenden histiologischen Umbildungen.

Da die Ausführungsgänge der Sexualdrüsen der Batrachier theils im Urnierengange (Eileiter), theils in gewissen Abschnitten der Niere und ihrer ausführenden Kanäle (Samenleiter) gegeben sind, so halte ich eine Wiederholung der Untersuchungen Wittich's und Leydig's nicht für geboten.

Bekanntlich war es J. Mueller, welcher die Urnieren der Amphibienlarven entdeckte und sie als von dem Ende des Urnierengangs ausstrahlende Blinddärmchen beschrieb, denen ein weissliches Körperchen anliege, während die eigentlichen Nieren anfangs aus einer Reihe gestielter Körperchen beständen (Nr. 10 S. 10—12). Bidder erkannte in dem der Urniere locker anliegenden Körperchen einen Malpighi'schen Gefässknäuel (Nr. 157 S. 58); Wittich verbesserte wiederum die Beschreibung J. Mueller's dahin, dass die Urniere nicht aus einer Quaste von Blinddärmchen, sondern bei Bombinator und Triton aus einem einzigen aufgewundenen Kanale bestehe, welcher bei den anderen Batrachiern verzweigt sei. Er hält es daher für wahrscheinlich, dass das Vorderende des Urnierengangs, welcher solid zu entstehen scheine, sich in mehre Aeste ausbuchte, die sich darauf zu einem Knäuel aufwinden; ebenso seien die Anlagen der bleibenden Nieren, die von J. Mueller beschriebenen gestielten Körperchen, Auswüchse des Urnierengangs (Nr. 37 S. 129—133). —

Ich kann, wie aus meiner Beschreibung genügend erhellt, diesen Darstellungen meiner Vorgänger nicht beistimmen. Abgesehen davon, dass die Entstehung des Urnierengangs unerwähnt blieb, so ist die Auffassung, als wenn die Urniere lediglich aus einer Aufknäuelung seines gespaltenen Vorderendes entstände, nicht zutreffend. Denn zur Urniere gehört, wie eine vergleichende Untersuchung lehrt, auch der Gefässknäuel und der ganze zwischen beiden liegende Bauchraum, mit welchem die Urnierenkanäle einige Zeit kommuniciren; und ferner entsteht die Urniere als breite taschenförmige Ausbuchtung des Parietalblattes zuerst, sodass der Urnierengang als Fortsetzung derselben erscheint. Es haben eben die genannten Forscher das Organ nicht in seinen frühesten Zuständen untersucht; in der zweiten Larvenperiode sind aber seine ursprünglichen Theile vollständig getrennt, die Urniere im engeren Sinne liegt als blosse Knäueldrüse in der Leibeswand, während der atrophische Gefässknäuel, nachdem die primitive Harnkanalkapsel wieder in die allgemeine Bauchhöhle aufgegangen ist, an der Gekrösewurzel hängen bleibt,* sodass die genetischen Beziehungen dieser Theile nicht mehr erkannt werden können. Offenbar hat denn auch das Postulat ihres vermissten innigen Zusammenhangs Remak veranlasst, den Gefässknäuel irrthümlicherweise gleichfalls in die Leibeswand hinter die Urniere zu versetzen, wo er, wenn auch nicht in den Kanal eingeschlossen, doch von ihm umfasst sein sollte (Nr. 40 S. 59. 154. 155. Taf. X Fig. 17a. 18b). Anderseits mag die ungenaue Auffassung, dass die Urniere ein Produkt des sich spaltenden und aufwindenden Urnierengangs sei, die irrige Annahme Wittich's hervorgerufen haben, dass die Nierensäckchen Ausstülpungen desselben Ganges seien. Eine solche Annahme ist zudem nach meinen Beobachtungen gar nicht nöthig, um die Homologie der beiderlei Harnorgane zu erweisen, denn mit dem Nachweise, dass der Drüsentheil der Urniere mit dem Gefässknäuel und dem zwischenliegenden Raume als primitive Harnkanalkapsel eine ursprünglich einheitliche Anlage der gleichsam erweiterten Uro-Genitalfalte bilden, an welche sich der Urnierengang erst sekundär anschliesst, ist jene Homologie gesichert, da ja die Nierensäckchen als gemeinsame Anlagen für die Harnkanälchen, deren Kapseln und Glomeruli ebenfalls Abschnürungsprodukte derselben Falte sind. Der einzige Unterschied zwischen beiden

* Ich möchte es hier als Vermuthung aussprechen, dass die Röhrenknäuel, welche Leydig neben dem atrophischen Urnierengange einiger Urodelen, und zwar rückwärts von dessen freiem Ende fand (Nr. 81 S. 88 Fig. 28. 29), nicht nach seiner Deutung die Reste der Drüse, sondern gerade des Gefässknäuels darstellen.

Harnorganen bestände also darin, dass die bleibenden Nieren, wie es WITTICH und LEYDIG (Nr. 81 S. 85) zuerst erkannten, anfangs keinen eigenen Ausführungsgang besitzen, sondern als solchen den Urnierengang benutzen, mit dem sie sich erst sekundär verbinden, um dann im späteren Leben sich doch wieder von ihm abzuspalten.

Bezüglich der Nierenbildung stehen den Batrachiern die Teleostier am nächsten. Wenn ROSENBERG die Kopfnieren derselben als Homologa der Urnieren der Amphibien betrachtet (Nr. 156 S. 70—73), so kann ich ihm insofern nur bedingt beistimmen, als die bisher allein untersuchten weiter entwickelten Urnieren einfache Knäueldrüsen sind ohne Zusammenhang mit dem sich zurückbildenden Gefässknäuel. Die vollständige Urniere der Batrachier ist daher nur die allerkürzeste Zeit der Kopfniere der Teleostier homolog und kann im allgemeinen als rudimentäre Bildung betrachtet werden. Bei dem genannten Vergleiche konnte sich ROSENBERG immerhin auf einen für thatsächlich gehaltenen Nachweis, nämlich vom Zusammenhange der Urniere und des Gefässknäuels der Batrachierlarven, berufen; wenn er aber ferner die Bauch- und Kaudalniere der Teleostier mit der bleibenden Amphibienniere vergleicht, obgleich er die von WITTICH angegebene Entwickelungsgeschichte der letzteren bezweifelt (Nr. 156 S. 73 Anm. 2) und hinsichtlich der ersteren nur vermuthet, dass sie sich in ähnlicher Weise entwickele, wie es KUPFFER für die Säuger annimmt (Nr. 156 S. 74), so muss ich jene zweite Vergleichung für unbegründet erklären. Denn wenn ROSENBERG's Vermuthung sich bestätigte, so würden die Bauch- und Kaudalnieren der Teleostier aus einem anderen Keimtheile und auf andere Weise entstehen als die Amphibiennieren, diesen also auch nicht homolog sein. Dagegen glaube ich jene Hypothese allerdings unterstützen zu können, indem ich die Zellenmasse, welche später den Retroperitonealraum zwischen den Stammgefässen und den Urnierengängen ausfüllt und von ROSENBERG als Bildungsstätte der Bauch- und Kaudalnieren erkannt wurde (Nr. 156 S. 52—55), ebenso wie die Nierenanlagen der Batrachier von den verdickten Uro-Genitalfalten sich abschnüren sehe.

Weniger sicher als hinsichtlich der Teleostier ist der Vergleich der beiderlei Harnorgane der Batrachier mit denjenigen der Amnioten. Nachdem WALDEYER die Entwickelung der Urniere des Hühnchens im Gegensatz zu seinen Vorgängern auf Ausstülpungen des Urnierengangs zurückgeführt hat (Nr. 66 S. 119. 120), was mir durchaus begründet erscheint, und anderseits die Entstehung des Urnierengangs aus einer Ausbuchtung des Parietalblattes

nunmehr auch für das Hühnchen durch Romiti bestätigt worden ist (Nr. 150 S. 204. 205), dürfte die Homologie der Urniere aller Wirbelthiere ziemlich zweifellos sein. Denn auch bei Kaninchenembryonen finde ich die Anlage des Urnierengangs im Zusammenhange mit dem Parietalblatte, wenn es mir auch nicht gelang die Kontinuität seiner Lichtung und der Bauchhöhle klar zu erkennen. — Der eigentliche Ureter der Säuger und Vögel entspringt nach Kupffer's und meinen Beobachtungen aus dem Ende des Urnierengangs, wogegen wir die Angabe Remak's (Nr. 40 S. 121) von der Ausstülpung der Harnkanälchen aus dem Ureter nicht zu bestätigen vermochten (Nr. 151, 152, 153 S. 56—60). Waldeyer schliesst sich uns hinsichtlich des Ureters an, glaubt aber für die Harnkanälchen der bleibenden Niere aus allgemeinen Gründen dieselbe Entstehungsweise wie bei der Urniere annehmen, also darin gerade Remak bestätigen zu müssen (Nr. 66 S. 130—132). Ich gestehe, dass ich dieser Remak'schen Ansicht jetzt ebenfalls den Vorzug gebe und daher vorbehaltlich ihrer definitiven Bestätigung die bleibenden Nieren der Amnioten allerdings für eine Weiterbildung des Urnierengangs halten möchte*. Unter einer solchen Voraussetzung wären aber die vergänglichen und bleibenden Amniotennieren als zusammengehörige Organkomplexe zunächst nur mit den Urnieren der Knochenfische und Amphibien in Parallele zu bringen. Da ich aber nachgewiesen habe, dass die beiderlei Harnorgane der Batrachier und ihre Homologa bei den Fischen im Grunde genommen bei dem gemeinsamen Ursprunge aus der Uro-Genitalfalte sich gar nicht unterscheiden, so kann ich zum Schluss dieser vergleichenden Betrachtungen meine Ueberzeugung aussprechen, dass die beiderlei Harnorgane aller Vertebraten sich nicht morphologisch, sondern nur physiologisch, nach der verschiedenen Zeit ihrer Entstehung und Wirksamkeit von einander trennen lassen.

Von den Geschlechtsorganen der Batrachier ist der Eierstock bereits im ersten Kapitel dieser Arbeit so weit, als es mir meine Erfahrungen erlaubten, vergleichend betrachtet worden; und es erübrigt hier noch in gleicher Weise vom Hoden zu reden. Ueber dessen Entwickelung finde ich erst bei Wittich etwas eingehendere Angaben (Nr. 37 S. 153—158). Längere Zeit bleiben die Anlagen der beiderlei Geschlechtsorgane sich völlig gleich; während aber

* Natürlich würde der etwaige Nachweis, dass die Drüsenanlage der Amniotenniere auf direkterem Wege als durch den Ureter und Urnierengang vom Parietalblatte abstamme, ihre Homologie mit den bezüglichen Organen der Anamnia nur noch klarer stellen.

darauf die grossen eiähnlichen Zellen in den künftigen Weibchen allmählich das ganze Organ bis auf die bindegewebigen Theile durchsetzen, beschränken sie sich in den männlichen Thieren auf die Peripherie, um früher oder später ganz zu schwinden, während im Innern sich die eigentliche Hodensubstanz bildet. Von derselben erscheine zuerst im mittleren oberen Theile der Geschlechtsdrüsenanlage eine Röhre, welche später die Vasa efferentia vor ihrem Eintritt in die Niere vereinigt. Neben diesem Kanale bildeten sich mit kleinen Zellen ausgekleidete und angefüllte weite Höhlungen, welche sich mit ihm verbinden und ihm schliesslich gestielt aufsitzen. Diese ganze Hodensubstanz würde anfangs noch von der peripherischen grosszelligen Eierstocksmasse umschlossen, welche erst allmählich und zwar langsamer bei Bombinator als bei den Fröschen schwinde. Bei den Krötenlarven sei das Kopfende der Geschlechtsdrüsenanlage knopfförmig angeschwollen und bilde in beiden Geschlechtern Eier aus, welche nur in den Männchen, deren Hodensubstanz in der grösseren hinteren Hälfte der Geschlechtsdrüsenanlage entstehe, in der weiteren Entwickelung zurückbleiben; immerhin sei dieser Kopftheil des Hodens als rudimentäres Ovarium aufzufassen und der peripherischen Eierstocksmasse an den Hodenanlagen der übrigen Batrachier homolog, sodass „jede Batrachierlarve die Bedingungen sowohl der männlichen, als auch der weiblichen keimbereitenden Drüsen in sich trägt, ja, bei allen ein gewisser unvollkommener Hermaphroditismus der vollen Geschlechtsreife voraufgeht.“ Nur in der Dauer des hermaphroditischen Zustandes unterscheiden sich die einzelnen Batrachier nicht unwesentlich, indem derselbe am frühesten bei den Fröschen, später bei der Unke und einigen Krötenarten schwinde, bei Bufo cinereus aber lebenslänglich erhalten bleibe (Nr. 37 S. 158—164). — Ich kann die voranstehenden Beobachtungen Wittich's über die Entwickelung des Hodens der Batrachier nicht bestätigen, daher auch seine allgemeine Auffassung nicht theilen. Abgesehen von der schon in der Beschreibung hervorgehobenen Differenz, dass ich die Hodenbildung durchaus nicht so regelmässig angeordnet finde wie Wittich, mache ich vor allem darauf aufmerksam, dass nach seinen Beobachtungen die eigentliche Hodensubstanz aus der indifferenten Geschlechtsdrüsenanlage morphologisch und histiologisch sich ganz anders entwickelt als die Eierstocksmasse, sodass in dem einen Falle nur Eianlagen, im anderen Falle neben und nicht aus ihnen Hodenanlagen entständen, deren Wachsthum die ersteren zurückdrängt und ganz oder theilweise zur Atrophie bringt. Nach meinen Beobachtungen ist aber die embryonale Hodensubstanz eine durch

einen gewissen Rückschritt des ursprünglichen Entwickelungsverlaufs modificirte Eierstocksmasse; sie entsteht nicht aus indifferenten Zellen, wie es WITTICH annimmt, sondern aus wirklichen, nur unreifen Eifollikeln, welche statt zur vollständigen Individualisirung fortzuschreiten, zu grösseren kontinuirlichen Gewebsmassen verschmelzen. Der unvollkommene Hermaphroditismus der Kröten beruht daher, wie ich schon einmal an anderer Stelle aussprach, darauf, dass das in der Entwickelung voraneilende Kopfende des indifferenten Geschlechtsorgans, sowie es dem jungen Eierstocke die grössesten oder die ersten reifen Eifollikel liefert, bei dem Eintritt der Hodenentwickelung bereits zu weit vorgeschrittene Follikel enthält, um dieselben noch in Hodenschläuche verwandeln zu können. Daraus ergibt sich aber als natürliche Schlussfolgerung, dass die Eibildung den primären, ursprünglichen Entwickelungsverlauf der Geschlechtsdrüsenanlage, die Hodenbildung eine sekundäre Abweichung derselben darstellt, der sogenannte Hermaphroditismus also konsequenterweise nur als eine Uebergangsstufe von der weiblichen zur männlichen Form betrachtet werden kann.

Wie sehr diese Auffassung von derjenigen WITTICH's abweicht, erhellt daraus, in welcher Weise WALDEYER dazu kommt WITTICH zu bestätigen. Er weist die Ansicht, dass das nie fehlende Keimepithel des Hühnchens auch die Hodensubstanz liefere, zurück, und nachdem er gewisse Beobachtungen angeführt, welche für den Ursprung der Samenkanälchen aus der Urniere sprechen, kommt er zum Ergebniss: „Das Epithel des WOLFF'schen Ganges ist die Anlage der männlichen Sexualorgane“ (Nr. 66 S. 137—140. 152). Die Uebereinstimmung mit WITTICH sieht nun WALDEYER besonders darin, dass die Samenkanälchen nicht aus dem Keimepithel, der Grundlage der weiblichen Geschlechtsprodukte, sondern getrennt von demselben entstehen; daraus folgert er dann weiter, dass der Urzustand der Geschlechtsdrüsen nicht ein indifferenter oder gar weiblicher, sondern ein hermaphroditischer sei, was freilich schon früher behauptet worden, aber „erst durch das gleichzeitige Auftreten beider Keimdrüsenanlagen bei jedem Individuum sicher gestellt ist“ (Nr. 66 S. 152. 153). Dagegen muss ich bemerken, dass meine Beobachtungen eine solche Auffassung für die Batrachier vollständig zurückweisen, indem die Entwickelung der männlichen Geschlechtsprodukte aus rudimentären weiblichen ganz evident ist, während die Beobachtungen WALDEYER's über den Ursprung der Samenkanälchen des Hühnchens gar nicht so bestimmt lauten, dass er das oben citirte Ergebniss für gesichert halten könnte. Soweit ich meiner eigenen

Beobachtungen sicher zu sein glaube, halte ich es vielmehr für viel wahrscheinlicher, dass bei allen Wirbelthieren die beiderlei Geschlechtsprodukte aus einer Quelle stammen, also die Samenkanälchen der Amnioten aus dem Keimepithel hervorgehen, welches nach WALDEYER auch am Hoden Primordialeier zeigt und von ihm „das weibliche Princip in der (hermaphroditischen) Keimdrüse" genannt wird. Und wenn WALDEYER die hermaphroditische Uranlage der Geschlechtsorgane für die ganze Thierreihe wahrscheinlich zu machen sucht (a. a. O. S. 153—158), so will ich, um nicht in ein gar zu weites Gebiet abzuschweifen, nur auf die im nächsten Kapitel noch näher zu präcisirende Thatsache hinweisen, dass die niedersten thierischen Organismen, die Protozoen, ihre Entwickelung gleichfalls mit der Eiform beginnen, welche von den entwickelten Individuen erzeugt wird, ohne dass von einer besonderen Geschlechtlichkeit derselben wenigstens auf den niedersten Organisationsstufen geredet werden könnte. Ist also das weibliche Zeugungsprodukt das ursprünglichere in der ganzen Thierreihe, so schliesst dieses die hermaphroditische Form als Ausgangspunkt der ersten geschlechtlichen Differenzirung aus, sowie in dem uns zunächst vorliegenden Falle der Batrachier die Annahme doch kaum ernstlich versucht werden dürfte, dass die hermaphroditische Anlage sekundär sich in eine für beide Geschlechter weibliche verwandelt hätte, um dann bloss in den künftigen Männchen wieder zur ersten Form zurückzukehren. Und da die Eibildung als gemeinsame Grundlage für die beiderlei Sexualprodukte innerhalb des höchsten thierischen Typus sich unzweifelhaft nachweisen lässt, so darf eine Bestätigung dessen auch in manchen niederen Kreisen erwartet werden, wo die hermaphroditische Uranlage der Geschlechtsorgane jetzt noch so sicher erscheint, wie es bisher auch bei den Batrachiern schien.

Mit der Annahme aber, dass das weibliche Zeugungsprodukt das ursprüngliche sei, kann ich, am Schlusse der eigentlichen Entwickelungsgeschichte der Unke angelangt, gerade auf das letzte Ziel der individuellen Entwickelungsgeschichte überhaupt hinweisen, nämlich allen Formenreichthum stets und immer wieder in ursächlichem Zusammenhange auf eine einfachste erste organische Form, auf die homogene Dotterkugel des Eies, zurückzuführen und so den Ring der Untersuchungen zu schliessen: ab ovo usque ad ovum!

XIII. Schlussbetrachtungen.

Ich habe dieses Buch nicht in der Absicht verfasst, um lediglich die Erscheinungsthatsachen in der Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere festzustellen; sondern mein Ziel war, an der Hand jener Thatsachen und auf Grund des beobachteten Uebergangs der Formen ineinander zu einer Vorstellung über den Kausalzusammenhang derselben zu gelangen. Bei dieser Behandlung des Gegenstandes blieb ich bisher im allgemeinen innerhalb der Grenzen, die ich mir gesteckt hatte, und verliess das Gebiet des Wirbelthierreichs nur ausnahmsweise. Da ich aber dabei neben den Ergebnissen für die vergleichende Anatomie der Wirbelthiere zu einer Reihe allgemeiner Sätze gekommen bin, deren Werth wesentlich davon abhängt, dass ihnen in der Entwickelungsgeschichte anderer Thiere wenigstens kein Widerspruch begegnet, so will ich in diesem letzten Abschnitte kurz andeuten, in welcher Weise ich jene Sätze stets in Bezug auf die Gesammtheit der Thiere gedacht habe. Ich verzichte dabei auf eine erschöpfende Erörterung der betreffenden Vergleiche, welche hier nicht am Platze ist, glaube aber dennoch für die folgende gedrängte Uebersicht die gleiche Berechtigung in Anspruch nehmen zu können wie für die weiter ausgeführten Betrachtungen in den vorangehenden Kapiteln, weil im allgemeinen dieselben Beweismomente wiederkehren, namentlich die streng genetische und ursächliche Begründung der Homologien.

Für die Wirbelthiere steht der Erfahrungssatz fest, dass jede individuelle Existenz ausnahmslos mit der einfachsten Formerscheinung anhebt, mit der relativ homogenen Dotterkugel des reifen Eies, welche in dem mütterlichen Organismus aus einer oder mehren Keimzellen durch eine eigenthümliche Um-

bildung derselben entsteht. Ich habe gezeigt, dass das Produkt dieser Bildung eine unorganisirte, nicht lebende Masse ist, und dass Lebensvorgänge auch als wirksame Ursachen der ersten Entwickelungserscheinungen jener Masse ausgeschlossen werden müssen. Ich kann natürlich die betreffende Beweisführung hier nicht wiederholen, sondern nur kurz an die wichtigsten Momente erinnern (vgl. S. 31—35. 71—110. 241—252. 570—605). Betrachten wir zunächst die erste Entwickelungserscheinung, die Dottertheilung mit ihrer Fortsetzung an den Embryonal- und Dotterzellen, so verläuft dieselbe ohne Ernährung und Wachsthum der Gesammtmasse und der ganzen Theilstücke, sodass man sie schon desshalb nicht als eine Lebenserscheinung der letzteren ansehen darf. Da ich nun eine nicht greifbare, specifische und immanente „Bildungskraft" der Dottersubstanz nicht anerkenne, so glaube ich jene Theilungen annehmbar und genügend zu erklären, wenn ich sie von einem einfachen und durch die Beobachtung nachweisbaren chemisch-physikalischen Vorgange ableite. Die Entwickelung des Eies setzt nothwendig die Wechselwirkung der Dottersubstanz mit einer sie umgebenden Flüssigkeit voraus; den Beweiss dafür liefert uns die zu beobachtende Auflösung oder Schmelzung der festen Dottertheile, gewissermassen eine Verflüssigung der ganzen Substanz. Die allmähliche Lösung der in den festen Dottertheilen aufgespeicherten Spannkräfte liefert nothwendigerweise durch eine gewisse Zeit hindurch ein Quantum an lebendigen Kräften oder Bewegungen, welche in den Theilungen zur Erscheinung kommen, während das stoffliche Lösungsprodukt vollkommen lebensfähiges Protoplasma wird (Lebenskeime). Hätte die Dottermasse im wesentlichen die Zusammensetzung der im vollkommenen Leben begriffenen protoplasmatischen Substanzen, so würde ihre fortdauernde Lösung ohne entsprechenden Ersatz durch Ernährung die Erhaltung des Ganzen unmöglich machen, d. h. wirklich lebendes Protoplasma kann den Entwickelungserscheinungen des Eies nicht zu Grunde liegen, diese können nicht Lebensäusserungen sein. Das lebensfähige „reife" Protoplasma, welches neben den festen Theilen im Dotter enthalten ist und durch die Lösung der ersteren erzeugt wird, unterliegt aber der Zerstörung desshalb nicht, weil es, soweit es selbstthätig an den Umbildungsbewegungen des Dotters theilnimmt, eben durch die Dotterlösung auch beständig ernährt wird. Wir hätten demnach in dem im Ganzen nicht lebenden Eiprodukt einzelne wirkliche Lebensherde anzunehmen; und da der Begriff „Leben" nothwendig einen bestimmt begrenzten Lebensträger voraussetzt, so stellen nicht die von mir sogenannten Lebenskeime, sondern erst die fertigen Kerne die ersten that-

sächlichen Lebensformen des sich entwickelnden Eiprodukts dar, mit nachweisbarem Wachsthume und daraus folgenden Theilungserscheinungen. Dieses Theilleben als Erzeugniss der bestimmt angeordneten Dotterlösung breitet sich immer weiter aus und tritt in dem Masse an die Stelle der nicht lebendigen Entwickelungsvorgänge, als diese mit dem Verbrauch der festen Dottersubstanz sich erschöpfen. Hat es dieselben vollständig ersetzt, ist also das ganze Eiprodukt oder ein Theil desselben individuell lebendig, so muss natürlich eine Ernährung desselben eintreten, mag sie selbstständig oder passiv durch einen Nahrungsdotter, durch Placentarbildungen erfolgen. Es kann sich also jedes individuelle Leben, da es im unveränderten reifen Eie nicht möglich erscheint, nur ganz allmählich im Laufe der Entwickelung und als Folge derselben entwickeln. Die Entwickelung ist die nothwendige Entstehungsform des Lebens und kann anderseits nur an einem nicht lebenden aber mit Spannkräften erfüllten Substrat beginnen.

Indem ich aber eben andeutete, wie ein gewisser Vorrath von Spannkräften die erste Voraussetzung und deren allmähliche Lösung die einzige thatsächliche Bewegungsursache der Entwickelung des Eies darstellen, habe ich bereits angenommen, dass die daraus hervorgehenden Elementaraktionen unter der Leitung eines Komplexes von bestimmten Formbedingungen stehen; denn ohne diese bestimmte formale Beschränkung können sie die sich immer weiter gliedernden Formleistungen, worin eben die Entwickelung des Eies besteht, entweder gar nicht ausführen, oder dieselben werden mit einer solchen Abänderung der Massverhältnisse begonnen, dass dieselbe in der folgenden Gliederung die gegenseitige Anpassung der einzelnen Formleistungen im bestimmten Rahmen des Ganzen aufhebt, und so den Keim der Zerstörung des letzteren und seiner Theile in sich trägt. Dieses Formgesetz der Elementaraktionen braucht aber ebenso wenig wie die Entwickelungsbewegung selbst als der unmittelbare Ausdruck undefinirbarer, verborgener Eigenschaften des Eistoffes angesehen zu werden; seine Annahme kann vielmehr nur dann eine wirkliche natürliche Erklärung der uns beschäftigenden Vorgänge involviren, wenn wir dasselbe auf eine einfache und allgemeine nachweisbare physikalische Erscheinung zurückzuführen vermögen. Als seine einfachste Grundlage betrachte ich die kugelige Zusammenziehung, welcher sehr viele organische Substanzen bei einer gewissen relativ kleinen Masse und in Folge der Einwirkung gewisser sie umgebenden Flüssigkeiten unterliegen und dadurch die denkbar einfachste erscheinungsgesetzliche Form erhalten. Aber sowie die

Entwickelung des Eies einerseits an eine ganz bestimmte, die Lebensthätigkeit ausschliessende Zusammensetzung ihres protoplasmatischen Substrats gebunden ist, so ist auch die kugelige Zusammenziehung eines solchen zur formalen Begründung der Entwickelung nicht ohne weiteres genügend. Denn wenn die Kugelgestalt an sich nur eine gleichmässige radiäre Anordnung der Wechselwirkungen der Dottermasse mit der umgebenden Flüssigkeit bedingt, so ist zu einer weiteren Gliederung dieser ersten und einfachsten Formerscheinung eine gewisse Differenz nothwendig. Allerdings mag die zufällige Entstehung einer solchen naturgemässer erscheinen als die vollständige Gleichmässigkeit der radiären Dotterströmung. Doch kann nur eine beschränkte und bestimmte Differenz der Stromlängen in die fortgesetzten Theilungen des Stromgebiets und damit der zusammenhängenden Masse in der Weise hinüberführen, dass darin die nothwendigen Bedingungen zum weiteren formgesetzlichen, d. h. individuell zusammenpassenden Fortschritt der gesammten Formgliederung gegeben werden. Die Besonderheit dieser ersten Differenz ist nun ebenso wie das bestimmte Mass der endosmotischen Wechselwirkungen der Dottermasse abhängig von einer Reihe von Formbedingungen, welche theils schon im Eierstocke bei der Ausbildung des reifenden Eies angelegt werden (Dotterrinde, Dotterhaut), theils nachträglich und selbst mehr zufällig sich hinzugesellen (äussere Eihüllen, Befruchtung). Das aus diesen Bedingungen resultirende Formgesetz der Entwickelung kann daher keinesfalls als eine besondere Eigenschaft der Dottermasse betrachtet werden, sondern ist lediglich die nothwendige Folge verschiedener unter gewöhnlichen Verhältnissen zusammentreffender Umstände, welche die Wirksamkeit der Dottersubstanz in einer ganz bestimmten und einheitlichen Form regeln. Das Formgesetz ist der Inbegriff der rein mechanischen Momente, welche die lebendigen Kräfte der sich lösenden Dottersubstanz zu den einheitlichen Formleistungen der Entwickelung zwingen und dadurch mittelbar in derselben die einzelnen Lebensthätigkeiten erzeugen und zur individuellen Einheit verbinden.

Untersuchen wir endlich das Wechselverhältniss der beiden Faktoren, als deren Produkt das individuelle Leben erscheint, nämlich der protoplasmatischen Elementaraktionen und des mechanisch wirkenden Formgesetzes im Laufe der Gesammtentwickelung, so ergibt sich uns Folgendes. Solange und soweit das ganze Eiprodukt und seine Theilstücke ein vollkommenes Leben noch nicht erlangt haben, gehen die Wirkungen der in ihnen thätigen Kräfte

über die Grenzen des Ganzen nicht hinaus, indem sie in die rein mechanischen und sich stetig weiter gliedernden Formleistungen auslaufen. In dem Masse jedoch, als die in den Formelementen des Eiprodukts eingeschlossene Lebensthätigkeit sich ausbreitet, und an Stelle der sich erschöpfenden inneren Kraftquelle, nämlich der anfangs andauernden Dotterschmelzung, der Verbrauch der Formelemente selbst tritt, muss die zu deren mechanischen Verschiebungen und dadurch zum formalen Ausbau des Ganzen verwandte Arbeit immer mehr eingeschränkt und müssen dafür die frei werdenden Kräfte immer mehr zum Ersatz der einzelnen Verluste und so endlich lediglich zur Erhaltung des Ganzen herangezogen werden. Daraus folgt nothwendig, dass die rein mechanische Formentwickelung, — welche ich die morphologische nenne, weil sie die Grundlage jeder Formbildung, auch der histiologischen ist — in demselben Verhältniss abnehmen und endlich zum Stillstande kommen muss, als die histiologische Entwickelung das vollständige Leben des Ganzen vorbereitet und endlich zur Herrschaft bringt. Auf welcher Entwickelungsstufe dies eintritt, hängt natürlich ab von dem relativen Mass der im Ei angesammelten oder ihm andauernd zugeführten Spannkräfte (Nahrungsdotter, Placentarbildungen), deren Anwesenheit die Entwickelung überhaupt erst ermöglicht; jedenfalls stehen aber morphologische und histiologische Entwickelung, Formgesetz und Individualisirung des Ganzen und der Theile in dem Wechselverhältniss, dass wenn im Laufe der Entwickelung das Eine überwiegt, das Andere solange zurücktritt. Die morphologische Entwickelung als Grundlage der gesammten typischen Formbildung und die Ausbildung der Individualität des ganzen Eiprodukts erreichen daher eine um so höhere Stufe, je länger der Beginn des vollendeten Lebens im Ganzen oder in den Theilen zurückgehalten wird.

Ich will jetzt die im Voranstehenden hervorgehobenen allgemeinen Sätze auf den niedersten Thierkreis oder die Urthiere anzuwenden versuchen. Von Eiern derselben wird gewöhnlich desshalb nicht gesprochen, weil man darunter ein befruchtungsbedürftiges weibliches Zeugungsprodukt versteht. Da aber die Befruchtung keine unerlässliche Bedingung für den Anfang und Fortgang der Entwickelung des Eies ist, so ist jene Definition zu beschränkt, und wir haben bloss zu untersuchen, ob die Urthiere Zustände zeigen, welche mit dem reifen Eie der Vertebraten verglichen werden können. Die wesentlichen Merkmale desselben finde ich nun in den encystirten Protoplasmakugeln der

Protozoen vereinigt*. Die encystirte Protoplasmakugel wird allerdings allgemein als das fortlebende Thier betrachtet, welches durch die Cystenbildung die Fortpflanzung durch einfache Theilung nur modificirt. Dagegen muss ich aber bemerken, dass, wenn ein solcher Organismus in Folge der kugeligen Zusammenziehung seine Bewegungen oft für lange Zeit einstellt, seine bisweilen nicht unbedeutende gewebliche Differenzirung völlig einbüsst, die Vakuolen verliert, die Skelettheile resorbirt (Heliozoa, Radiolaria), und dabei insbesondere der etwa vorhandene Kern, das verbreitetste und wichtigste Analogon eines Organs, aufgelöst wird**, diese Erscheinungen weit mehr einer Rückbildung als einer bloss temporär veränderten Lebensweise gleichen; während anderseits die Behauptung, dass das encystirte Wesen ungestört weiter lebe, wohl nur demjenigen selbstverständlich erscheinen könnte, wer das Leben einfach als eine dem Protoplasma inhärente Eigenschaft betrachtet. Die chemischen und physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas stellen aber, wie ich bereits an mehren Stellen dieses Buchs auseinandersetzte, bloss die eine Hälfte der Lebensursachen dar, welche ohne die andere, nämlich das durch die Entwickelung erworbene Formgesetz, nicht zum Leben, sondern gerade zur Auflösung des etwa schon bestandenen Lebens führt. Unter „Leben" kann man daher füglich nicht bloss den einen der beiderlei Ursachenkomplexe, sondern nur die Gesammtheit ihrer gemeinsamen Leistungen verstehen; und die bezüglichen fehlerhaften Schlussfolgerungen bekunden auf das unzweideutigste, dass der Komplex der Formbedingungen, welche im Formgesetz der organischen Bildung zum einheitlichen Ausdruck kommen, nicht etwa stillschweigend vorausgesetzt, sondern thatsächlich übersehen wurde, wie es sich noch im

* Die Infusorien muss ich von dem Vergleiche ausschliessen, da die Beobachtungen über ihre Fortpflanzung noch zu wenig klar, bestimmt und übereinstimmend sind. Denn die blosse Thatsache, dass der Nucleus der Ausgangspunkt, ein zellenähnliches Gebilde das erste Ziel der Entwickelung des Infusorienindividuums ist, kann in der zunächst vorliegenden Frage in keiner Weise verwerthet werden.

** Manche Beobachter, welche in den Theilungen der encystirten kernhaltigen Protozoen nur durch die Anwesenheit der Schale modificirte Zellentheilungen sehen, vermuthen den Fortbestand des früheren Kerns auch dann, wenn er nicht zu sehen ist. Da nach meiner Auffassung der Mangel eines Kerns unter Umständen nur eine kurze Zeit dauern kann, indem wenigstens ein kernähnliches Centrum der ersten Theilung vorausgeht, so haben alle Nachweise eines Kerns in den Protozoeneiern keine Bedeutung, solange nicht die Identitat desselben mit dem Kern des Zeugungsthieres evident nachgewiesen ist. Dies ist bisher nicht geschehen, das Gegentheil aber in manchen Fällen sehr wahrscheinlich gemacht oder selbst bestimmt festgestellt worden (Schulze, Cienkowsky).

Folgenden ergeben wird. Wenn wir nun den gesammten Ausdruck der formgesetzlichen Differenzirung eines Urthiers schwinden und dasselbe alle seine Lebensäusserungen einstellen sehen, so scheint mir die Ansicht weit begründeter, dass wir in der encystirten Protoplasmakugel der Protozoen eine ebenso unorganisirte, nicht lebende Bildung wie das Ei der Wirbelthiere vor uns haben. Ein solches Protozoenei besitzt allerdings nicht immer eine besondere Eihülle, dieselbe wird aber theils durch die zurückgebliebene Schale des Zeugungsthieres ersetzt (Monothalamia, Heliozoa), theils liesse es sich wohl denken, dass gerade bei den Protozoen die Formbedingungen für die Einleitung der Entwickelung so einfacher Natur seien, dass unter Umständen eine besondere Eihülle ganz entbehrlich würde.

Ein wichtigerer Einwurf wäre derjenige, dass die Encystirung oder Eibildung gar nicht für alle Protozoen nachgewiesen, dagegen die Theilung des lebenden Thiers viel allgemeiner verbreitet sei und als einzige Fortpflanzungsweise mancher niedersten Protozoen gerade als die ursprüngliche sich darstelle. Zunächst wissen wir aber nur so viel sicher, dass einfache Theilung und Encystirung mit der darauf folgenden Vermehrung nebeneinander vorkommen; die fehlende Beobachtung der einen oder anderen Erscheinung könnte nur dann eine vorläufige Bedeutung beanspruchen, wenn man in beiden einen gleichartigen, nur nebensächlich modificirten Vorgang annimmt. Dies halte ich jedoch für unstatthaft; die Theilung des lebenden Thiers ist eine Lebenserscheinung, diejenige des Eies ein nicht lebendiger Entwickelungsvorgang. Ferner spricht aber auch ein sehr gewichtiges Bedenken gegen die Annahme, dass selbst ein Urthier nur in der ersten Weise sich fortpflanze. Aus dem Wechselverhältniss der beiden Faktoren des individuellen Lebens, wie wir es aus der Entwickelungsgeschichte herauslesen können, ergibt sich die Nothwendigkeit eines zeitlich beschränkten Bestandes des Einzellebens, also seine früher oder später erfolgende Auflösung. Anfangs überwiegt, wie ich auseinandersetzte, in gewissem Sinne das Formgesetz, indem es die Elementaraktionen in solchem Masse beschränkt, dass ihre Leistungen innerhalb der Grenzen des Ganzen wesentlich in der mechanischen Formbildung aufgehen. Das fertig entwickelte Leben löst aber diese Form des Geschehens ab, seine Arbeit wird zum grossen Theil ausserhalb des Organismus geleistet, indem die Bewegungen der Lokomotion, der Nahrungsaufnahme auf Aussendinge übertragen werden, und die innere formbildende Arbeit erschöpft sich in der Erhaltung, dem Ersatz der durch jene Bewegungen gelösten Spannkräfte und

Formtheile. Das individuelle Leben ist aber nicht nur unvermögend, seine einmal gewonnenen formalen Grundlagen weiter zu gliedern, sondern die unveränderte Erhaltung derselben erscheint auf die Dauer unmöglich, da das Formgesetz mit jedem Verbrauch eines Formtheils durchbrochen wird, und der Ersatz die einmal eingetretene Lockerung des ersteren nicht ungeschehen machen, sondern bloss zeitweilig ihren Fortschritt aufhalten kann. Kurz, sobald die aktiven Lebensursachen nicht mehr von den innerhalb der Embryonaltheile im Ueberfluss angesammelten Spannkräften zehren, sondern die ganzen Formelemente selbst anzugreifen anfangen, nimmt der Zusammenhang des Formgesetzes langsamer oder schneller ab, und die volle Auflösung desselben und damit der Tod des Individuums ist ebenso unvermeidlich wie sein zeitlicher Anfang, und zwar nicht in Folge einer „lebensunfähigen" Veränderung des stofflichen Substrats, welches z. B. bei der Encystirung der Protozoen mehr oder weniger vollständig in neue Lebensformen übergeführt werden kann, sondern lediglich in Folge der Auflösung des formgesetzlichen Zusammenhangs seiner Theile. Eine solche erfolgt aber bei der Theilung des ununterbrochen fortlebenden Thieres nicht; nimmt man daher an, dass irgend ein Urthier nur durch solche Theilungen sich fortpflanze, so ist, wie mir scheint, die weitere Annahme konsequenterweise unerlässlich, dass der ganze von einem ersten Individuum ausgegangene Stamm nach einer relativ beschränkten Zeitdauer ausstirbt. Und da die Bildung neuer Lebensformen, wie ich noch ausführlicher zeigen werde, nur auf ontogenetischem Wege möglich ist, so könnten höher organisirte Thiere von solchen Protozoen, welche sich nur durch einfache Theilung fortpflanzten, nicht abgeleitet werden, die letzteren niemals der Ausgangspunkt von phylogenetischen Reihen sein. Die ebenfalls aus meiner Auffassung der individuellen Entwickelungsgeschichte logisch begründbare Nothwendigkeit der Descendenztheorie (s. w. u.) fordert daher die Annahme einer Eibildung bei den allerersten Stammformen des Thierreichs sowohl mit Hinsicht auf die dauernde Erhaltung wie auch die Weiterbildung derselben. Endlich folgt auch aus der voranstehenden Erörterung, dass das Ei unmöglich einen besonderen Zustand des fortdauernden individuellen Lebens darstellen kann, weil alsdann die durch das Ei ausgeführte Fortpflanzung mit der einfachen Theilung zusammenfiele und alle daraus gezogenen Konsequenzen mit sich brächte, welche eben mit der Descendenztheorie im Widerspruch stehen.

Nach der eben gegebenen Definition des individuellen Todes erscheint es ganz natürlich, dass bei der niederen Organisation der meisten Protozoen nicht

einzelne Theile derselben zu Eiern differenzirt werden, sondern der ganze absterbende Mutterorganismus sich in eine unorganisirte Protoplasmakugel zusammenzieht und so sich in ein Ei verwandelt. Dabei wird nicht bloss mit der individuellen Lebensform jede Differenzirung des Protoplasmas aufgegeben, sondern dasselbe verdichtet sich in ganz auffallender Weise und wird durch eine Ausfällung zahlreicher Körner undurchsichtig. Diese nur dem Encystirungszustande eigene Erscheinung entspricht aber vollkommen dem aus der Entwickelungsgeschichte der Vertebraten abgeleiteten allgemeinen Postulat, dass das Ei zur Einleitung und Ausbildung eines individuellen Lebens einen gewissen Vorrath von Spannkräften in Form eines festen, durch Auflösung in lebensfähiges Protoplasma überführbaren Stoffes enthalte. Diese Dotterbildung im Protozoeneie sowie seine Umhüllung sind aber nicht sowohl Lebenserscheinungen des Protoplasma, sondern Erzeugnisse der Wechselwirkung zwischen dem leblosen Protoplasma und dem umgebenden Wasser, ähnlich wie bekanntlich einzelne künstlich und beliebig abgetrennte Protoplasmastücke gewisser Protozoen unter demselben Einfluss sich kugelig zusammenzuziehen pflegen, ohne dass daraus stets wieder neue Individuen entständen. Gerade die Beobachtung, dass in solchen, ich möchte sagen künstlich erzeugten Eibildungen die Entwickelung bald leicht und schnell eintritt, und neue Individuen bildet, bald nach unvollkommenem Anfang wieder zurückgeht oder endlich ganz unterbleibt, diese Beobachtung scheint mir sehr geeignet um darzuthun, dass die zur Entwickelung nothwendigen Formbedingungen nicht bereits fertig im Eistoffe enthalten sind, sondern erst unter gewissen Umständen an demselben zusammentreffen. Denn selbst wenn wir für die denkbar einfachsten Organismen annehmen wollten, dass zur Einleitung ihres individuellen Lebens nichts weiter nöthig wäre als die unter der Einwirkung des Wassers nothwendige kugelige Kontraktion eines beliebigen Protoplasmastückes, so setzt dies doch immer einen Zustand voraus, in welchem dasselbe Protoplasmastück alle Bedingungen zu jener Eibildung noch nicht vereinigte, mögen dieselben nur ganz zufällig oder normal im Laufe einer Generationsreihe zusammentreffen.

Der Bestand und die Thätigkeit des von mir erörterten Formgesetzes zeigt sich an den Protozoeneiern auch in ihrem weiteren Verhalten. Als erster Ausdruck der formgesetzlich angeordneten Wechselwirkungen ihrer Dotterkugel mit dem umgebenden Wasser stellt sich gleichfalls eine Theilung ein, welche bereits von Anderen mit der Dottertheilung der höheren Thiere verglichen worden ist. Ein Wachsthum der sich theilenden Masse fehlt auch am

Protozoeneie, wodurch sich ein solcher Vorgang grundsätzlich von einer durch Wachsthum herbeigeführten Zellentheilung unterscheidet.* Ob dabei sofort oder erst nach einiger Zeit oder gar keine Kerne sichtbar werden, ändert an der allgemeinen formgesetzlichen Bedeutung nichts; denn auch in kernlosen Protoplasmakugeln kann nach begonnener Entwickelung ein centraler Sammelpunkt ihrer radiären Strömungen so wenig geläugnet werden, wie etwa in den Wirbelthiereiern, wo ich solche Centra in der Dotterkugel und ihren ersten gleichfalls kernlosen Theilstücken nachwies. Die Kernbildung bezeichnet bloss eine höhere histiologische Differenzirung, der morphologische Typus bleibt aber in kernlosen und kernhaltigen Dottertheilstücken derselbe. Die weiteren Schicksale der aus einem Protozoeneie hervorgehenden Theilstücke sind lauter Bestätigungen für meine Ansicht von den Beziehungen der morphologischen und histiologischen Entwickelung und der Individualität des ganzen Eiprodukts und seiner Theile. Meist ist die Dottersubstanz so ungenügend gebildet und daher die histiologische Ausbildung und individuelle Lebensfähigkeit der Theilstücke so früh hergestellt, dass dadurch nicht nur der Fortgang der morphologischen Entwickelung unterbrochen wird, sondern, wo dieselbe sogar bis zur radiären Anordnung der Elemente, ja bis zur Bildung einer während einiger Zeit zusammenhängenden Keimblase gedieh (Magosphaera planula Haeckel), diese Gesammtform schliesslich doch wieder aufgelöst wird. Die kaum angelegte Individualität des Ganzen geht vollständig auf die einzelnen Form-

---

* Haeckel hat den Mangel eines Wachsthums bei der „Furchung" der Magosphaera planula selbst konstatirt (Nr. 101). Er hat den abnehmenden Durchmesser der Furchungskugeln direkt gemessen; ich habe sie von demselben ersten Durchmesser ausgehend berechnet unter der Voraussetzung, dass das Gesammtvolumen nicht zunimmt, und stelle hier die beiderlei Verhältnisszahlen zusammen:

	Von H. gemessen.	Von mir berechnet.
Einfache Eizellen	Durchmesser 60	Durchmesser 60
I. Furchung 2 Zellen	„ 40	„ 48
II. „ 4 „	„ 34	„ 38
III. „ 8 „	„ 25	„ 30
IV. „ 16 „	„ 22	„ 24
V. „ 32 „	„ 20	„ 19

Es ergibt sich daraus, 1. dass das Volumen der 32 Theilstücke dasjenige des ungetheilten Eies nicht nennenswerth übertrifft, 2. dass aber das letztere bei der ersten Theilung plötzlich abnimmt, um allmählich wieder das frühere Mass zu erreichen. Diese Thatsachen stimmen auf das befriedigendste mit der nothwendigen Zusammenziehung des Eies vor der Theilung überein und verallgemeinern dadurch meine bezüglichen an den Batrachiern gewonnenen Resultate.

elemente über, das Eiprodukt zerfällt in zahlreiche einelementige Organismen, sinkt also vom höheren Typus der Keimblase auf die niederste Stufe des einfach kugeligen Typus zurück, welcher trotz aller äusseren Abweichungen wenigstens in dem von mir erörterten Sinne der Grundform oder des Typus allen einelementigen Organismen gemeinsam bleibt. Allerdings können durch Ungleichheit der Radien und denselben angepasste histiologische Differenzirungen uni- und bipolare, sowie bilaterale Formen auch an den einelementigen Organismen hervorgebracht werden; zu typischer Bedeutung gelangen aber solche Formverhältnisse erst dort, wo sie der morphologischen Entwickelung angehören, während sie für jene Organismen nur die Bedeutung haben wie die „Variationen" desselben Typus z. B. bei den verschiedenen Wirbelthieren. Ferner wird nach meiner Ansicht der Begriff des einelementigen Organismus, soweit er durch die morphologische Entwickelung festgestellt ist, auch durch die postembryonale Vermehrung der Kerne, ja selbst durch Erzeugung endogener Zellen nicht berührt; denn diese Bildungen gehören in die Kategorie histiologischer Differenzirung, welche den genetisch-morphologischen Werth des ganzen Organismus nicht abändern kann. Der allgemeine Charakter der Protozoen lässt sich daher dahin zusammenfassen, dass es Thiere sind, deren morphologische Entwickelung auf so niederer Stufe bleibt, dass das Eiprodukt seine Individualität nicht zu wahren vermag, sondern stets in die sämmtlichen Formelemente als die individuellen Fortpflanzungsprodukte zerfällt. Nur einzelne deuten in ihrer Entwickelung Ansätze zum Fortschritte des Typus an (Magosphaera); Uebergänge zur nächsthöheren Gastrulaform sind nicht bekannt.

Dafür, dass die Eier der über den Protozoen stehenden Thiere am Ausgangspunkte ihrer Entwickelung kernlose Protoplasmakugeln sind, wurden bereits so viele Beweise erbracht, dass wir diese Thatsache im allgemeinen auf alle jene Thiere beziehen dürfen. Was alles über die Zellennatur ihres Eies geschrieben worden ist, konnte eigentlich nur so lange eine grössere Bedeutung beanspruchen, als man glaubte daran festhalten zu können, dass gewisse Zellen des Zeugungsthiers durch blosses Wachsthum zu reifen Eiern würden und dann durch ebenso einfache Zellentheilungen in die Embryonalbildung übergingen. Seitdem wohl allgemein anerkannt wird, dass in dem allein entwickelungsfähigen reifen Eie mit dem Schwunde des Keimbläschens die Zellennatur der seiner Bildung zu Grunde liegenden Keimzelle aufhört, kann die Frage nach der „Eizelle" füglich nur noch für die letztere oder etwa die erste Stufe der bereits begonnenen Embryonalentwickelung, die sogenannte erste

Furchungszelle, in Betracht kommen, aber nicht mehr auf eine vom Zeugungsthier auf die Nachkommen kontinuirlich vererbte Zellenexistenz hinzielen. Da es sich jedoch bei dieser Frage in erster Linie um die Bedeutung des Eies als eines Elementarorganismus handelt, welcher von der Keimzelle an bis zu dem aus ihm hervorgehenden vollkommenen Organismus das Leben kontinuirlich fortführe, so nehmen die Anhänger der Eizellentheorie gegenwärtig in dem kernlosen Zustande des reifen Eies nur einen Wechsel in der äusseren Form des kontinuirlichen Lebens an. So hält Haeckel den Schwund des Keimbläschens, den er früher nicht recht anerkennen wollte (S. 73), nunmehr für einen durch die Befruchtung bewirkten Rückschlag aus der Zellen- in die Cytodenform, welche vor der Dottertheilung wieder in die erste übergehe, sodass die „Furchung" eine einfache Zellentheilung sei. Aber schon durch die sich beständig mehrenden Nachweise der Parthenogenesis, sowie durch die wenigstens bei den Wirbelthieren vollständig gewisse, lange vor der Befruchtung eingeleitete Atrophie des Keimbläschens wird der Einfluss der Befruchtung auf diesen Vorgang ganz bestimmt ausgeschlossen. Mögen aber auch in anderen Fällen beide Vorgänge koincidiren oder selbst im Kausalzusammenhange stehen, so haben wir in jener Umbildung des reifenden Eies immerhin einen Rückbildungsprocess anzuerkennen; und dass ein solcher, welcher zudem einen der zwei Hauptbestandtheile der angeblichen einfachen Zelle zerstört, dennoch ihr Leben nicht abschwächen, sondern gerade zur höchsten Entwickelung veranlassen soll, scheint mir schon a priori eine bedenkliche Annahme. Anderseits ist mir nichts bekannt, was der Auffassung widerspräche, dass die reifen Eier der zwischen den Protozoen und Vertebraten stehenden Thiere sich in jeder Hinsicht so wie bei diesen verhielten. Ueberall geht das die Eibildung einleitende Zellenleben zu Grunde, indem das Keimbläschen sich auflöst und die übrige Eimasse sich in eine mehr oder weniger körnige Dottersubstanz verwandelt, welche in ihren überwiegenden festen Theilen die Lebensfähigkeit des Protoplasmas nicht besitzt. Und dies stimmt wieder mit meiner Auffassung von den Bedingungen der Entwickelung vollkommen überein: die Entwickelungsfähigkeit des reifen Eies schliesst ein wirkliches Leben desselben aus. Natürlich verträgt sich aber damit die Deutung der Dottertheilung als einer einfachen Zellentheilung nicht. Und wenn gerade dieser unpassende Vergleich wohl nicht wenig dazu beigetragen hat, die Annahme zu empfehlen, dass die Keimzelle im wesentlich ungestörten Fortbestande in die sich theilende Dotterkugel übergehe, dass also die Eizelle vor und nach dem vorübergehenden kernlosen Zu-

stande im Grunde dieselbe Bildung sei, so will ich nochmals an die hinsichtlich der Wirbelthiere und Protozoen bereits hervorgehobenen Inkonsequenz erinnern, womit z. B. HAECKEL die Zellentheilung als ein Wachsthum über das indivduelle Mass hinaus bezeichnet (vgl. S. 100, Nr. 100 II S. 16), während er selbst in dem am genauesten untersuchten Falle der Dottertheilung bei Magosphaera den vollständigen Mangel eines Wachsthums nachgewiesen hat. Nicht einmal in der äusseren Erscheinung stimmen beide Theilungsvorgänge überein. Die Ansicht, dass die Dotterkugel unmittelbar vor der ersten Theilung bereits einen vollständigen Kern enthalte, ist freilich so naheliegend, sobald man die deutlichen Bilder desselben an den späteren Zellen kennt, dass man jene Ansicht leicht für thatsächlich erwiesen hält, auch wo die bezügliche Beobachtung sich auf die Wahrnehmung irgend eines hellen Centrums am unberührten Eie beschränkt. Genügende Sicherheit gewährt nur die Untersuchung von Durchschnitten, wie sie z. B. KOWALEWSKI an Eiern von Euaxes ausgeführt hat (Nr. 159 S. 13 u. flg. Taf. IV). Vergleicht man aber dieselben mit den entsprechenden Abbildungen von Batrachiereiern, so wird man nicht geneigt sein, die grossen hellen Centren, welche KOWALEWSKY selbst als Kerne deutet, auch wirklich für solche zu halten. Einmal sind sie selbst auf den stark vergrösserten Durchschnittsbildern nicht durch einen eigenen Kontur, sondern bloss durch die körnige Dottermasse selbst und zwar mit winkelig gebogenen oder zackigen Linien begrenzt; ferner sollen die Kernkörperchen dieser Kerne anfangs nur Körnerhaufen sein, welche sich bei der Theilung in zwei durch einen Faden verbundene Hälften ausziehen. Diese auffallenden Angaben passen zu allen sonstigen Beobachtungen von einfachen sich theilenden Kernen nicht im geringsten, decken sich aber vollständig mit meinen Beobachtungen am Batrachiereie, wenn man die angeblichen Kerne und Kernkörperchen von Euaxes mit den Lebenskeimen und Kernkeimhaufen jener Vertebraten vergleicht, welche früher ebenfalls für Kerne und Kernkörperchen gehalten wurden (S. 68. 69). Nimmt man dazu, dass in der Fig. 25 der KOWALEWSKY'schen Arbeit nach Grösse und Aussehen genau gleiche Gebilde in den grösseren Stücken als Kernkörperchen, in den davon abgetrennten kleineren Dotterstücken als Kerne figuriren, so wird es noch wahrscheinlicher, dass die letzteren die Hälften der sich theilenden angeblichen Kernkörperchen sind und dass folglich diese in der That die während der Dottertheilung in der Bildung begriffene Kerne darstellen, welche also ebenso wie bei den Batrachiern aus Körnerhaufen inmitten der mit der unveränderten Dottersubstanz kontinuirlich zusammenhängenden Umbildungscentren

derselben oder der Lebenskeime entstehen. Der Umstand, dass nach meinen Beobachtungen die Kerne allerdings zuletzt an die Stelle der aufgebrauchten Lebenskeime treten, lässt die von mir angenommene Verwechselung um so erklärlicher erscheinen, besonders da die Aufmerksamkeit bisher auf diesen Punkt nicht gelenkt war. Aus denselben interessanten Untersuchungen Kowalewsky's, welche jedenfalls die Dottertheilung niederer Thiere am ausführlichsten darstellen, entnehme ich ferner die wichtige Thatsache, dass die Dotterschmelzung der morphologischen Entwickelung durchaus parallel geht, in den sich schneller theilenden und verkleinernden Dotterstücken auch am schnellsten abläuft (Embryonalzellen), in den grösseren aber zum Stillstand kommt, sobald ihre Theilungen eingestellt werden. Ferner sind die Umbildungsherde der grossen ersten Dotterstücke excentrisch gelegen, wie ich es nicht nur an Vertebraten und einigen niederen Thieren als Norm fand, sondern auch als die nothwendige nächste Ursache der Scheidung des Eies in zwei ungleichmässige Hälften erkannte, woraus an Euaxes in durchaus ähnlicher Weise wie bei den Batrachiern die weitere morphologische Entwickelung sich ergibt. Es lassen sich also aus dem ausführlichsten Beispiele der ersten Entwickelung des Eies niederer Thiere alle diejenigen Merkmale und Vorgänge beobachten, aus denen ich zunächst für die Wirbelthiere den Kausalzusammenhang der Entwickelung ableitete, sodass die darauf bezüglichen allgemeinen Sätze dadurch eine weitere Verallgemeinerung erfahren. Und zwar glaube ich ihre Gültigkeit auch für alle diejenigen Fälle annehmen zu dürfen, welche nicht genau dieselben äusseren Befunde liefern sollten. Mag z. B. die Dottersubstanz weniger deutlich, der Kern aber früher erscheinen als in den erörterten Beispielen, so schwächt dies die Bedeutung der ersteren für die ganze Entwickelung ebenso wenig ab, als selbst eine wirklich und nicht bloss scheinbar kernhaltige Dotterkugel dadurch noch nicht zum fertigen Elementarorganismus wird. Auf die blossen Namen „Eizelle", „Zellentheilung" kann es dabei freilich nicht viel ankommen, solange man die Morphologie in der bisherigen schematischen Weise weiter behandelt, wonach Protozoen, Eier, Gewebsfasern u. s. w. in eine Kategorie zusammengeworfen werden. Auch werden gewiss die grundsätzlich verschiedenen Zustände des reifen Eies und des vollkommenen individuellen Lebens in den einzelnen Thierformen durch einen wechselnden Abstand getrennt sein. Es kommt mir aber nur darauf an, an einzelnen Beispielen zu zeigen, dass ein solcher nur durch allmähliche Entwickelung auszufüllender Abstand wirklich besteht; und die bezeichneten Abweichungen in dem Befunde verschiedener Entwickelungs-

verläufe werden uns nicht an sich, sondern nur insofern interessiren, als sich uns daraus die Unterschiede erklären müssen, welche bei dem relativ gleichen Anfang und Vorgang der gesammten thierischen Entwickelung in den einzelnen Endergebnissen entgegentreten.

Die verschiedene chemische Beschaffenheit der Dottersubstanz kann zunächst natürlich nicht festgestellt werden. Auch scheint sie mir in den vorliegenden Fragen von geringerer Bedeutung zu sein und erst später, namentlich in der Histiogenese zur vollen Geltung zu kommen. Denn einmal können wir den am leichtesten nachweisbaren stofflichen Unterschieden, nämlich hinsichtlich des Pigments, jeden Einfluss auf die fundamentale morphologische Entwickelung absprechen, da dasselbe oft in derselben Art einem nicht unbedeutenden Wechsel unterworfen ist; und ferner finden wir ebenso oft eine so grosse Uebereinstimmung in der ersten morphologischen Entwickelung ganz verschiedener Thiere — ich erinnere nur an die Entstehung der Gastrula bei manchen Coelenteraten, Echinodermen, Würmern, Ascidien, Amphioxus —, deren Eiern man unzweifelhaft eine verschiedene chemische Konstitution zuschreiben muss, dass wir auch in diesem Falle eine unmittelbar massgebende Einwirkung der letzteren auf jene Entwickelungsresultate nicht wohl annehmen können. Dagegen kommt die Beschaffenheit der Dottermasse allerdings in Betracht, soweit es sich um ihre Verschiedenheit in demselben Eie handelt, also insbesondere um die Ausbildung einer Rindenschicht und deren relative Massverhältnisse, und soweit durch jene Beschaffenheit das Mass der im Eie angesammelten Spannkräfte relativ bestimmt wird. Im ersten Falle liegt aber bereits eine von den mechanisch wirkenden Formbedingungen vor, welche das Formgesetz konstruiren (S. 571), und das Mass der Spannkräfte wirkt natürlich nicht unmittelbar formbildend, sondern stellt sich, indem es das Quantum der für die morphologische Entwickelung verfügbaren Elementaraktionen bestimmt, dem Formgesetz eben als der zweite der beiden Faktoren der Gesammtentwickelung gegenüber, dessen Werth wir gerade nach der Höhe der morphologischen Entwickelung bemessen. So müssen wir auch bei den bevorstehenden Vergleichen stets von den Formverhältnissen ausgehend auf den Kausalzusammenhang des Vorgangs schliessen, aber alsdann auch die Werthschätzung der ersteren oder die Homologien nur auf diesen genetischen Zusammenhang begründen.

Eine eingehendere Vergleichung der individuellen Entwickelungsgeschichte der verschiedenen Hauptformen des Thierreichs ist erst seit der durch Darwin veranlassten lebhaften Wiederaufnahme der Descendenztheorie ins Leben

getreten; und auch in dieser Beziehung ist es vornehmlich HAECKEL gewesen, der mit der ihm eigenthümlichen Energie das Problem gleich im grossen und ganzen zu vollständiger und radikaler Lösung zu bringen versuchte. Ich halte es daher für geboten, bevor ich jene Vergleichung nach den von mir entwickelten Grundsätzen unternehme, gleich hier auf den wesentlichen Unterschied zwischen HAECKEL's und meiner Auffassungsweise in dieser Frage hinzuweisen. — HAECKEL kennt und berücksichtigt in der individuellen Entwickelungsgeschichte nur die äusseren Formerscheinungen, und wenn er von ihrem Kausalzusammenhange spricht, so kann er nur ihren Kontinuitätszusammenhang meinen; denn der erstere mag dabei wohl stillschweigend vorausgesetzt werden, gegenständlich bezeichnet wird er entweder gar nicht oder in einer Weise, welche nicht gerade an mechanische Auffassung erinnert. Allerdings könnte hierher der Versuch einer mechanischen Erklärung der Zellentheilung bezogen werden, indem nach HAECKEL's Ansicht die Dottertheilung nichts anderes vorstellen soll. Wollten wir aber auch im Widerspruch mit den Thatsachen bei der Dottertheilung ein Wachsthum über das individuelle Mass hinaus anerkennen, so wäre doch dasselbe durch die ganz allgemeine Annahme anziehender und abstossender Kräfte als mechanischer Ursachen nicht im mindesten erklärt (S. 90. 91). Denn Anziehung und Abstossung können wohl die „Erscheinung" des individuellen Zusammenhangs und darauf der Theilung einer Zelle ganz im allgemeinen ausdrücken, aber ebendesshalb ihre thatsächlichen Ursachen selbst hypothetisch nicht im entferntesten andeuten, sowie in der Physik jene Ausdrücke die Wechselbeziehungen der Atome zu einander nicht erklären, sondern lediglich bezeichnen und so die Formel für das letzte nicht weiter erklärbare „Erscheinungsgesetz" darstellen. Zudem ist mit der angeblichen Zellentheilung für die individuelle Entwickelung wenigstens der über den Protozoen stehenden Thiere, der Metazoen nach HAECKEL, gar nichts gewonnen, da die Dottertheilstücke eben nicht auseinanderfallen, sondern von Anfang an bei einer gewissen Verschiedenheit in der Grösse in einem eigenthümlichen formgesetzlichen Zusammenhange bleiben, um auf Grundlage desselben eine kürzere oder längere Reihe ganz gesetzmässiger Umbildungen des Ganzen auszuführen, bis dieselben allmählich durch die lokale histiologische Entwickelung abgelöst werden. Alle diese Thatsachen, auf denen das Verständniss der ganzen thierischen Morphologie beruht, hat HAECKEL unmittelbar gar nicht anders als durch die „formbildende Funktion des Plasmas" zu erklären versucht. In zweiter Linie wird allerdings die Phylogenese als „mechanische Ursache" der gesammten

individuellen Entwickelung genannt; doch kann uns natürlich die Bezeichnung entfernterer hypothetischer Ursachen nicht befriedigen, wenn die nächsten so wenig greifbar sind wie in diesem Falle, also der Nachweis eines Zusammenhangs zwischen der Phylogenese und ihrer zu erklärenden Wirkung fehlt. Ich habe bereits auseinandergesetzt (S. 589), dass Substrat und Form niemals in dem einfachen Verhältniss von Grund und Folge gedacht werden können; ich will hier aber hinzufügen, dass wir überdies von der ganzen Funktion des Plasmas nichts weiter erfahren als ihren „formbildenden" Einfluss, und dass uns daher nichts verloren geht, wenn wir uns statt dessen mit der Behauptung begnügen, die gesammte Morphologie der Thiere beruhe eben auch lediglich auf naturnothwendigen Vorgängen. Damit wird aber unzweifelhaft nichts erklärt, sondern nur der Standpunkt bezeichnet, von welchem die Untersuchung des besonderen Kausalzusammenhangs auszugehen habe. — Noch auffallender ist gerade bei HAECKEL eine Annahme, die uns ganz konsequent über den naturnothwendigen Kausalnexus hinausführt. Er ist nämlich der Ansicht, dass die Bildungszellen gewisser Organe bereits unter den „gleichartigen Furchungszellen" soweit vorherbestimmt seien, dass sie bei der Sonderung der beiden primären Keimblätter im Laufe der Phylogenese allmählich aus der ursprünglichen Lage in dem einen Blatte in das andere übergehen und so die Entwickelung des gleichen Organs in die fundamental verschiedensten Lagen übertragen könnten (Nr. 163 S. 45. 46). Wenn HAECKEL einen solchen Vorgang für einige besondere Fälle (Sexualzellen und Theile des mittleren Keimblattes) auch nur vermuthet, so nimmt er doch offenbar an der Vorstellung selbst nicht den mindesten Anstoss. Demzufolge hätte eine jede Furchungszelle* eine besondere und ganz bestimmte Bildungskraft, welche durch die eingreifendsten Lageveränderungen unberührt bleibt, also den Einwirkungen der im Laufe der Entwickelung wechselnden formalen und sonstigen Anpassungsbedingungen nicht unterworfen ist. Und da die „gleichartigen Furchungszellen" aus der „ganz gleichartigen und strukturlosen Masse" des Eies (Monerula) unmittelbar hervorgehen, so fehlt auch in dem letzteren jedes mechanische oder physiologische Kausalmoment für die Entstehung jener einzelnen von Anfang an gesonderten und unendlich mannigfaltigen Bildungs-

* Es ist selbstverständlich, dass die Sexualorgane und die Erzeugnisse des mittleren Keimblattes keine Ausnahme von allen übrigen Körpertheilen machen können, obgleich es für die folgende Beweisführung ganz gleichgültig ist, auf welche und auf wie viele Organe die bezeichnete Ansicht angewandt wird.

kräfte. Denn selbst eine hypothetische formbildende Funktion des Plasmas könnte in einem homogenen Substrat nicht mannigfaltig und unveränderlich getheilt und weiterhin jedem natürlichen Einflusse entzogen gedacht werden. Kurz, jene Vorstellung Haeckel's, welche mit der von His gelehrten Prädestination der Embryonalzellen zusammenfällt (S. 554), löst konsequenterweise die Erscheinungen der individuellen Entwickelung von den natürlichen Bedingungen ihres Substrats ab und setzt für sie eine in natürlicher Weise nicht zu begründende Ursache voraus, welche von der Lebenskraft oder sonst einer teleologisch konstruirten Ursache nur durch den Namen sich unterschiede. Die Berufung auf die Phylogenese als die letzte „mechanische Ursache" der individuellen Entwickelung ändert an dem Gesagten nichts, da sie ja doch nur durch das Ei wirken könnte, wo die mechanische Begründung der weiteren Entwickelung nach der eben kritisirten Darstellung aufhört. — Ich finde daher bei Haeckel nicht nur keinen Aufschluss über den natürlichen Kausalzusammenhang der aneinandergereihten Entwickelungsglieder, sondern gelegentlich Vorstellungen, welche denselben durchaus verneinen. Aber auch die Art und Weise, wie Haeckel die Homologien ableitet, kann seine ontogenetischen Vergleiche nicht unterstützen. Zum Beleg dafür wähle ich die Begründung der Gastraea-Theorie, welche Haeckel zum Ausgangspunkte für die Erkenntniss des monophyletischen Zusammenhangs aller Metazoen nimmt.

Nachdem bereits in sehr vielen grösseren und kleineren Abtheilungen des Thierreichs eine ganz gleiche Entstehung der Gastrulaformen, durch Einstülpung der Keimblase, beobachtet worden ist, so liesse sich die Annahme einigermassen rechtfertigen, dass, wo diese Entstehung auch nicht beobachtet wurde, die entsprechende Embryonalform dennoch ähnlich entstehe wie jene anderen Gastrulae, also ihnen auch homolog sei. Haeckel nimmt aber für die Schwämme an (Nr. 128 I S. 330—336), dass die aus der Eitheilung hervorgegangene kompakte Zellenmasse (Morula) durch lokale Absonderung in zwei koncentrische Schichten zerfalle (Planula), von denen darauf die innere eine Höhle erhalte (Planogastrula); und indem diese Höhle nach aussen durchbreche, sei die Gastrula der Schwämme als eine den übrigen homologe Form fertig. Später lässt er sogar beide Arten der Gastrulabildung mit der Aushöhlung der Morula beginnen, worauf die dadurch gebildete Blase entweder vermittelst einer Einstülpung oder durch lokale Schichtung ihrer Wand und sekundären Durchbruch des Mundes zur Gastrula werde (Nr. 163 S. 23). In beiden Fällen sei das Resultat ganz dasselbe und daher die scheinbar

bedeutende Verschiedenheit der Genese aus einer sekundären Anpassung in Folge abgekürzter Vererbung abzuleiten. Durch eine solche Art Homologien festzustellen würde aber die genetische Begründung derselben überhaupt illusorisch. Denn wenn die ausgehöhlte Morula oder die Keimblase der gemeinsame Ausgangspunkt ist, so wäre im ersten Falle das Entoderm in der unteren Hemisphäre, im anderen Falle an der Innenfläche der Keimblase angelegt, die Darmhöhle dort eine an die Stelle der Keimhöhle tretende Neubildung, hier die fortbestehende Keimhöhle selbst. Die sekundär durchbrechende Mundöffnung endlich hat mit der Einstülpungsöffnung gar nichts zu schaffen. Mag nun die „Fälschung der Ontogenese" noch so gewiss die Ursache der grundsätzlichen Verschiedenheit beider Entwickelungsvorgänge sein, so wird doch im gegebenen Falle die letztere dadurch nicht gehoben, folglich auch die vermisste Homologie der Haeckel'schen Gastrulaformen nicht hergestellt. Allerdings scheint aber Haeckel die genetische Uebereinstimmung für die Homologie überhaupt nicht unbedingt zu verlangen; denn an einer anderen Stelle sucht er die Homologie der beiden überall nachweisbaren ursprünglichen Keimschichten, worauf mit Recht das Hauptgewicht gelegt wird, ausschliesslich dadurch zu beweisen, dass sich aus ihnen überall dieselben fundamentalen Organe entwickelten (Nr. 158 S. 159). Nur vermag ich wenigstens alsdann den Unterschied zwischen Analogie und Homologie nicht mehr einzusehen. Soll erst die Gleichheit der Erzeugnisse die Homologie ihrer Anlagen begründen, so erhellt, dass jene Gleichheit zunächst nur eine Analogie sein kann; denn die Homologie jener Erzeugnisse würde natürlich diejenige ihrer Anlagen voraussetzen. Haeckel bestimmt also die Homologie durch Analogien und erklärt damit zugleich, dass auch ein gleicher Ursprung verschiedener Gastrulaformen ihre genetisch-morphologische Uebereinstimmung — denn dies allein kann „Homologie" heissen (vgl. Nr. 89 S. 79) — noch nicht genügend bekundet. Die nothwendige Folge davon, dass Haeckel auf diese Weise die Begriffe der Analogie und Homologie zusammenwirft und willkürlich abändert, ist nun die, dass er die morphologische Gleichwerthigkeit aller Gastrulaformen auch von seinem Standpunkte aus nicht beweisen kann. Er macht dieselbe wie gesagt davon abhängig, dass die beiden primitiven Keimblätter überall die gleichen fundamentalen Organe erzeugen. Dabei nimmt natürlich der Nachweis des überall gleichen Ursprungs des mittleren Keimblattes, gewissermassen des ersten Erzeugnisses des zweischichtigen Keims, die erste Stelle ein; und diese lediglich vergleichend-embryologische Untersuchung wird von Haeckel in

folgender Weise angestellt (Nr. 163 S. 25 u. flg.). Da die Embryologen noch uneinig seien, ob das einheitlich auftretende mittlere Keimblatt der Wirbelthiere aus dem Ektoderm oder dem Entoderm abstamme, so sei zu vermuthen, dass es aus beiden hervorgehe, der animale Theil aus dem Ektoderm, der vegetative aus dem Entoderm. Dies werde „fast zur Gewissheit" dadurch, dass eine solche Entstehung des Mesoderms bei niederen Thieren, z. B. bei Euaxes, beobachtet (Kowalewsky) und dieselbe Lehre auch bezüglich der Wirbelthiere vertreten sei (v. Baer). Von entscheidender Bedeutung für die letzteren wäre der unzweifelhafte Nachweis dieses Vorgangs bei Amphioxus (Kowalewsky). Nun hat aber Kowalewsky selbst den einseitigen Ursprung des ganzen Mesoderms aus dem Entoderm ganz unzweideutig bei Lumbricus nachgewiesen (Nr. 159) und für den nahverwandten Euaxes, wo die Verhältnisse durchaus nicht so klar vorliegen und namentlich die Abgrenzung beider primitiven Keimschichten ganz dem Ermessen des Beobachters anheimgestellt ist, wohl die Ableitung des mittleren Blattes von dem oberen für möglich erklärt, aber schliesslich seinen Ursprung aus dem Entoderm als Thatsache hingestellt (Nr. 159 S. 16. 27). Haeckel erwähnt mit keinem Worte, worauf sich seine abweichende Deutung stützt; dagegen werde ich weiter unten zeigen, dass die Ansicht Kowalewsky's sich sehr wohl aus seinen Beobachtungen beweisen lässt. Ferner ist die angeführte Auffassung v. Baer's allerdings in seinen Schemata enthalten; doch wird der aufmerksame Leser seiner Entwickelungsgeschichte finden, dass seine Beobachtungen dieses Schema durchaus nicht bestätigen, sondern das mittlere Keimblatt einheitlich zwischen den beiden anderen auftreten lassen (vgl. S. 134. 135). Die Entstehung zweier ursprünglicher Mittelblätter aus den beiden primären Keimschichten ist dagegen eine fundamentale Lehre von His, welche also Haeckel von demjenigen Embryologen adoptirt, dessen Unzuverlässigkeit zu betonen er nicht müde wird. Dieses letztere ist wohl auch der Grund, warum nicht jener His'schen Lehre, sondern der ganz gleichen und ebenso ungenügend erwiesenen Behauptung von Kowalewsky bezüglich des Amphioxus eine in dieser ganzen Frage entscheidende Bedeutung beigelegt wird. Alles zusammengenommen, läuft die Beweisführung Haeckel's darauf hinaus, dass er aus den verschiedenen ihm vorliegenden Angaben desselben Beobachters (Kowalewsky) über die Entstehung des Mesoderms der Metazoen ganz willkürlich die am wenigsten sichere ausliest und für die massgebende erklärt, die übrigen willkürlich deutet oder verschweigt, endlich alle anderen Beobachtungen als verdächtige bezeichnet. Dass eine solche Kritik doch nicht „fast zur

Gewissheit“ führe, scheint denn HAECKEL neuerdings selbst eingesehen zu haben, indem er die Entscheidung mit den Worten: „sei dem nun, wie ihm wolle“ aufgibt und darauf das Hauptgewicht nicht mehr auf die übereinstimmende Entstehung, sondern auf die blosse Anwesenheit von vier Keimblättern bei den höheren Metazoen legt (Nr. 158 S. 164. 165). Ist aber die gleiche Abstammung des Mesoderms und folglich seiner Erzeugnisse von den primären Keimblättern nicht zu beweisen, so fällt damit nach HAECKEL's eigener Bestimmung die Homologie der verschiedenen Gastrulaformen und ihrer beiden primären Keimschichten. Wenn aber HAECKEL trotzdem fortfährt, diese Homologie als die sichere Grundlage aller seiner phylogenetischen Hypothesen zu behandeln und mit deren Hülfe eine ganz neue Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere zu konstruiren, so ist sein Standpunkt dabei genügend bezeichnet: die allgemeinen Folgerungen werden nicht unbedingt an die Beobachtungen geknüpft, sondern eine vorgefasste Hypothese bestimmt die Zulässigkeit der letzteren oder setzt an deren Stelle eine willkürliche Behauptung. Eine weitere Kritik der übrigen in ähnlicher Weise durchgeführten ontogenetischen Vergleiche HAECKEL's wird dadurch überflüssig, und es bleibt mir nur übrig, seine grundlegende Theorie über den phylogenetischen Zusammenhang der Thiere einer Prüfung zu unterwerfen. Um aber beurtheilen zu können, wie sich die bisherigen thatsächlichen Beobachtungen zu jener Theorie verhalten, nehme ich den unterbrochenen Vergleich der Vertebraten und der übrigen Thiere in genetischer Beziehung wieder auf.

Ich habe durch den Vergleich der Entstehung und Zusammensetzung der verschiedenen Eier, sowie der ersten an ihnen nachweisbaren Entwickelungserscheinungen nachzuweisen versucht, dass der Anfang der individuellen Entwickelung aller Thiere nach dem Wesen und Kausalzusammenhange der wirksamen Faktoren überall der gleiche ist. Dies beseitigt eigentlich schon den möglichen Einwurf, dass, da die Eier der verschiedenen Thiere theils aus einem ganzen einelementigen Organismus (viele Protozoen) oder innerhalb eines solchen (Infusorien), theils innerhalb verschiedener, nicht homologer Theile der Metazoen auf verschiedene Weise entstehen, sie selbst auch nicht als homologe Bildungen betrachtet werden könnten, folglich ihre genetische Uebereinstimmung an einem wesentlichen Mangel leide. Doch sei hier zum Ueberfluss noch auf Folgendes hingewiesen. Indem sich die Homologie auf Vorgänge der Formbildung bezieht, diese aber mit Bezug auf den künftigen Organismus im werdenden Eie noch gar nicht begonnen hat, so ist selbstver-

ständlich die Homologie über den vollendeten, entwickelungsfähigen Zustand des alsdann stets selbstständigen Eies hinaus rückwärts nicht zu verfolgen. In diesem und in seinen ersten Theilungen haben wir aber einen nach der Erscheinung und ihren Ursachen gleichartigen Ausgangspunkt für die individuelle Entwickelung aller Thiere, in deren Verlauf sich erst die Homologien herausstellen können. Jene Uebereinstimmung schliesst nun aber ein verschiedenes Mass der gleichen Ursachen nicht aus, wesshalb auch die Entwickelung von Anfang an, wenn auch nicht gleich merklich, nach verschiedenen Richtungen auseinandergeht. Bei den Protozoen wird nämlich, wie erwähnt, die eigentliche Dottersubstanz so ungenügend entwickelt, dass die morphologische Entwickelung während der Theilungen unterbrochen wird; und die Formdifferenz der radiären Dotterströmung ist offenbar so unbedeutend, dass sie in den Theilstücken zur Ausgleichung kommt. Die in Folge davon relativ gleiche und histiologisch vorgeschrittene Entwickelung der einzelnen Formelemente löst den individuellen Zusammenhang des ganzen Eiprodukts, spaltet gewissermassen das in der Bildung begriffene Formgesetz und die Individualität desselben vollständig in die Bezirke jener Theile, welche alsdann auseinanderfallen und selbstständig werden (vgl. S. 596. 597. 850). Wenn aber diese vollständige Spaltung des Eiprodukts in genetisch einelementige Organismen das gemeinsame Merkmal aller Protozoen ist, so findet sich doch schon unter diesen eine gewisse Entwickelungsreihe des Formgesetzes. Zerfällt ein Protozoenei in einen ungeordneten Haufen von Formelementen, so darf man annehmen, dass die bedingende Formdifferenz der radiären Dotterströmung keine bestimmte und beständige sei, sondern in der ersten Dotterkugel ebenso zufällig entstehe wie während der späteren Dotter- und Zellentheilungen auch in viel höher organisirten Thieren. Dagegen müssen wir einen Fortschritt in der Ausbildung des Formgesetzes bei denjenigen Protozoen annehmen, deren Dottertheilstücke eine regelmässige radiäre Anordnung zeigen (Myxastrum, Magosphaera); denn diese setzt eine gesetzmässige Beständigkeit der Formdifferenz voraus. Endlich sehe ich in dem wenngleich kurzdauernden keimblasenförmigen Zusammenhange des Eiprodukts von Magosphaera ein Zeichen dafür, dass die Einheit seines Formgesetzes durch einen relativ grösseren Vorrath von Spannkräften länger unterhalten wird. Dadurch wird aber die Möglichkeit angedeutet, dass diese einfachste Grundform eines mehrelementigen Organismus oder eines ganzen individuell gewordenen Eiprodukts sich zu irgend einer Zeit bleibend erhielt und so die Reihe aller über den Protozoen

stehenden Thiere eröffnete *. Der primären Formdifferenz der radiären Dotterströmung, welche einer solchen aus relativ gleichen Formelementen zusammengesetzten Keimblase zu Grunde liegt, möchte ich nach dem Gesagten die einfachsten gesetzmässigen Verhältnisse zuschreiben, nämlich dieselben, welche auf der oben bezeichneten niedersten Entwickelungsstufe unbeständig auftreten und bereits in der vorübergehenden radiären Anordnung wenigstens eine regelmässige Entstehung andeuten. Und zwar glaube ich auf Grund der noch zu erläuternden Befunde bei der Dottertheilung höherer Thiere jene Formdifferenz sogar gegenständlich bezeichnen zu können. Denken wir uns dazu die drei sich rechtwinkelig schneidenden Hauptdurchmesser der Dotterkugel, so ist die einfachste Abweichung von einer gleichmässig radiären Dotterströmung nicht in der Excentricität ihres gemeinsamen Sammelpunktes, sondern lediglich in der symmetrischen Verlängerung eines einzigen Durchmessers gegeben; denn im ersten Falle würden mindestens dreierlei, im anderen Falle nur zweierlei verschiedene Radien in jenen Hauptdurchmessern entstehen. Letzteres genügt, um die Theilung einzuleiten und fortzuführen und bedingt anderseits die beobachtete relative Gleichheit der Theilstücke. Denken wir uns dagegen einen Durchmesser der Dotterkugel aus zwei unter sich und daher auch mit den anderen Radien ungleichen Hälften zusammengesetzt, so ergibt sich aus meiner früheren Darstellung der Dottertheilung der höheren Thiere, dass die Endpunkte dieser Hauptaxe des Eies die Pole zweier sich ungleich theilenden Hemisphären bezeichnen. Um den oberen Pol, welcher dem excentrischen ersten Lebenskeim näher liegt, müssen kleinere Dotterstücke entstehen, mag dies nun von Anfang an oder in Folge des damit verbundenen schnelleren Fortschritts der Dottertheilung bemerkbar werden. Diese kleinzellige Hemisphäre der Keimblase muss sich ferner in Folge der mit der Theilung verbundenen Verschiebung schneller in koncentrischer Richtung ausbreiten und so die trägere grosszellige Hemisphäre umwachsen, wobei ebenso mechanisch die Sonderung zweier koncentrischen Zellenschichten (Keimschichten) herbeigeführt wird. Dadurch dass die Keimblase in ihrer Entstehung die Bedingungen zur Herstellung einer wenn auch noch so kleinen

* Ich brauche kaum zu bemerken, dass hier der Ausdruck „mehrelementig“ sich ebenso wie der Ausdruck „einelementig“ für die Protozoen nicht auf den histiologisch entwickelten Zustand, sondern nur auf die genetische Grundform bezieht. Diese Bezeichnungen sind daher von den Worten „ein- und mehrzellig“, welche auf jeden beliebigen Zustand angewandt werden, wesentlich zu unterscheiden.

Centralhöhle (Keimhöhle) enthält, in welche die untere Hemisphäre unter dem Andrange der sich ausbreitenden oberen ausweichen und so der Innenfläche der letzteren sich anlegen oder wenigstens nähern kann, wird die Herstellung einer neuen centralen Höhle ermöglicht, indem gleichsam der ausgefüllte Raum der Keimhöhle in die Mitte der koncentrisch umgelagerten unteren Hemisphäre verlegt wird. Diese Embryonalform des sich entwickelnden Eies, welche nach dem Gesagten wesentlich aus zwei koncentrischen, eine Höhle (Darmhöhle) umschliessenden Zellenschichten besteht, bezeichne ich mit dem passenden von Haeckel eingeführten Namen der Gastrula, muss aber gleich hinzufügen, dass ich darunter nicht ohne weiteres dasselbe verstehe wie Haeckel. Indem er von der klarsten Erscheinung der Gastrulabildung ausgeht, welche sich in der bekannten Einstülpung der Keimblase darstellt, hält er die nach aussen führende Einstülpungsöffnung der Gastrulahöhle für so wesentlich, dass er bei der sonst ganz ähnlichen, aber eine solche Oeffnung entbehrenden Embryonalform (Planogastrula) einen sekundären Durchbruch eines Mundes zur Vervollständigung der Gastrula verlangt. Ich habe es bereits erwähnt, dass dadurch ganz heterologe Bildungen zusammengestellt werden, und werde ferner zeigen, dass, wenn wir die verschiedenen zweischichtigen Embryonalformen auf ihre Homologie prüfen, jene Einstülpungsöffnung sich als eine unbeständige, für die Homologie ganz unwesentliche Erscheinung herausstellt.

Jene ausserordentlich klare Erscheinung der Gastrulabildung, wobei sich die einschichtige Keimblase von einer Seite einstülpt und so zwei koncentrische Keimschichten, das Ektoderm und das Entoderm, herstellt, ist bekanntlich bei einem Theil der Coelenteraten, Echinodermen, Würmer, Brachiopoden, Ascidien u. a. m. nachgewiesen worden. In einigen dieser Darstellungen ist die von mir erörterte Verschiedenheit der beiden Keimblasenhälften, der Ekto- und der Entodermhemisphäre, sehr deutlich, sodass meine Ansicht vom Kausalzusammenhange der Gastrulabildung direkt bestätigt wird; in andern Fällen wird die Keimblase in ganz symmetrischer Bildung vorgeführt, und da muss ich einen wenn auch geringfügigen und bei dem Mangel einer besonders darauf gerichteten Aufmerksamkeit leicht erklärlichen Beobachtungsfehler annehmen. Denn die Einstülpung ist ohne irgend eine vorhergehende Verschiedenheit der Keimblasentheile nicht denkbar; diese kann aber weder von zufälligen äusseren Einflüssen abhängen, da die Gesetzmässigkeit der Erscheinung dem widerspricht, noch von histiologischen Zuständen, da dieselben überhaupt keine primär-

morphologische Bildung herbeiführen, im Gegentheil die Formentwickelung unterbrechen. Ein treffendes Beispiel dafür, wie ein solcher Beobachtungsfehler entstehen kann, liefert uns KOWALEWSKY. Die anfänglichen Grössenunterschiede der „Furchungszellen" von Lumbricus sieht er bei der Betrachtung der Oberfläche des Eies sich fast ausgleichen, während der optische Querschnitt einen sehr auffallenden und während der ganzen Embryonalentwickelung beständigen Grössenunterschied in den Elementen beider Hemisphären und später beider Keimschichten zeigt (Nr. 159 S. 21, Taf. VI, VII). Nun ist allerdings noch der Fall denkbar, dass die Formdifferenz anders als ich sie angab, und zwar umgekehrt dadurch wirkte, dass eine beschränkte kleinzellige Keimblasenhälfte durch den nicht zu überwindenden Widerstand der grösseren Hälfte selbst eingestülpt würde. Die Beobachtungen an den Eiern von Cassiopea (Nr. 160), welche dafür zu sprechen scheinen, kommen mir nicht ganz unzweideutig vor*; sollten sie aber trotzdem, dass sie den Befunden an nahverwandten Formen, z. B. anderen Acraspeda, nicht entsprechen, sich dennoch bestätigen, so hätten wir darin und in dem ähnlichen Verhalten bei den Kalkschwämmen (Nr. 164) eine unvollkommene Homologie zu erkennen, indem die Einstülpung durch eine andere Wechselwirkung der beiden differenten Keimblasenhälften erfolgt. An der Keimblase der Ktenophoren** und Arthropoden ist eine Einstülpung eines aus grösseren Elementen zusammengesetzten Theils ebenfalls nachweisbar (Nr. 159, 160). Nur tritt dabei die Modifikation ein, dass der Nahrungsdotter und das Entoderm nicht nebeneinander im Umfange der Einstülpungs- oder Darmhöhle liegen, sondern das Entoderm allein die Auskleidung besorgt und der Nahrungsdotter zwischen dieser und dem Ektoderm zurückbleibt. Augenscheinlich ist also der Kausalzusammenhang bei diesen Bildungen, wenn auch nicht fundamental, doch so weit abweichend, dass der allgemeine Entwickelungsgang auf einer vorgeschrittenen Stufe die homologen Bahnen verlässt.

---

* Bei Cassiopea ist das Dickenverhältniss beider Schichten gleich nach der Bildung der Gastrula gerade umgekehrt dargestellt, ohne dass beide Verschiedenheiten von KOWALEWSKY mit einem Worte erwähnt werden (Nr. 160 Taf. II). Bei Sagitta, an deren Ei KOWALEWSKY gleichfalls das sich einstülpende Entoderm dünner als das Ektoderm zeichnet (Nr. 159 Taf. I), habe ich das umgekehrte Verhältniss wenigstens während der Einstülpung sehr deutlich gesehen.

** Die zeitweilige obere Lücke der Ektodermkappe der Ktenophoren findet bei den Vertebraten ein Homologon, nämlich die von RUSCONI beschriebene polare Oeffnung der primären Keimschicht der Molcheier, welche direkt in die Keimhöhle führen soll (Nr. 16).

Für eine ganze Reihe von Thieren wird die Bildung der beiden primären Keimschichten durch eine einfache Einstülpung der Keimblase ganz bestimmt ausgeschlossen und im allgemeinen angenommen, dass die einfache Keimblasenwand sich der Fläche nach in jene Schichten spalte. Ich wähle nur wenige Beispiele, um diese Auffassung zu prüfen. Am bestimmtesten ist der behauptete Vorgang von METSCHNIKOFF am Geryonienei dargestellt worden (Nr. 165 S. 18). Aber wollten wir auch davon absehen, dass es so leicht ist, sich bei solchen Untersuchungen zu täuschen, indem bei der natürlichen mit dem oberen Pol aufwärts gekehrten Lage des Eies sowohl die excentrische Lage des ersten Lebenskeims und die Ungleichmässigkeit der Keimblase, als insbesondere die Einstülpung der letzteren sich der Beobachtung entziehen, so liegt uns für das bezeichnete Thier die ebenso bestimmte Angabe KOWALEWSKY's vor, dass es sich in der Gastrulabildung von den schon erwähnten höheren Medusen nicht unterscheide (Nr. 160 S. 11). Ferner erinnere ich an die Wirbelthiere, für welche (mit Ausnahme des Amphioxus) bisher niemand angenommen hat, dass ihre beiden ursprünglichen Keimschichten sich ebenso entwickeln wie bei den sich einstülpenden Keimblasen. Ich habe aber an Teleostiern, Batrachiern, Vögeln und Säugern gezeigt, dass es sich dennoch so verhält. Der um den oberen Pol gelegene kleinzellige Keimtheil schliesst sich zur Seite der oft nur spaltförmigen Keimhöhle durch eine Zone von Uebergangsformen (Randwulst der primären Keimschicht) an den meist nur theilweise grobzerklüfteten Nahrungsdotter an*. Das kleinzellige Centrum jenes Keimtheils umwächst darauf in Folge seiner schnelleren Ausbreitung den trägeren Randwulst und den Nahrungsdotter gerade so wie die Ektodermhemisphäre

* Dafür, dass bei den Säugern diese Formdifferenz der sich theilenden Dotterkugel nicht bemerkt wurde, verweise ich auf das hinsichtlich der niederen Thiere Bemerkte. Die Annahme einer solchen Verschiedenheit wird durch die bekannten Abbildungen BISCHOFF's vom Hundeei, wo eine kleine peripherische Zellenscheibe als Keim gegenüber der aufgelösten grösseren Dotterhälfte (Nahrungsdotter) zurückbleibt, durchaus gefordert (vgl. Nr. 159 Taf. II). Daraus folgt allerdings, wie sich am Ende schon aus meiner vorläufigen Mittheilung ergibt (Nr. 103), dass die während der Auflösung des Nahrungsdotters durch freie Zellenbildung sekundär entstehende einschichtige „Keimblase“ in keiner unmittelbaren Beziehung zur Gastrula steht, sondern eine von dem eigentlichen Eie sich ablösende zellige Eihülle darstellt, welche auch thatsächlich in die Bildung des Chorions aufzugehen scheint. Aehnliche Vorkommnisse sind auch an anderen Thieren verschiedener Typen beobachtet worden, wesshalb mir auch der von KLEINENBERG angestellte Vergleich einer solchen Keimschale von Hydra mit dem Hornblatte der Wirbelthiere nicht zutreffend erscheint (Nr. 167 S. 85).

die sich einstülpende Entodermhemisphäre an den oben genannten Thieren; wobei man sich vergegenwärtigen muss, dass jene Randzone der primären Keimschicht dem Rande, der eigentliche Nahrungsdotter der Mitte einer Entodermhemisphäre homolog ist (vgl. *Taf. II Fig. 28. 29*). Indem sich nun diese Theile der Innenfläche des sie umwachsenden Ektoderms anlegen, schnürt sich der Nahrungsdotter von der Randzone (sekundäre Keimschicht) ganz oder theilweise ab und füllt, indem er dieselbe zu einer kontinuirlichen koncentrischen Schicht verwachsen lässt, den grössten Theil der Gastrulahöhle aus. Die Rusconi'sche Oeffnung ist eine wirkliche Einstülpungsöffnung der Gastrula, deren grundsätzliche Verschiedenheit von der sekundär durchbrechenden Mundöffnung in diesem Falle ganz besonders in die Augen fällt. Die zweischichtige „Keimblase" der Wirbelthiere stimmt also mit der schon besprochenen Gastrulaform niederer Thiere genetisch vollkommen überein, ist ihr homolog.

Diese Auffassung des Wirbelthierkeims lässt sich nun auf viele jener Keime niederer Thiere übertragen, welche ein klares Bild der Gastrulabildung nicht gewähren. Betrachten wir den bestuntersuchten solcher Keime, nämlich den von Euaxes. Kowalewsky interpretirt den ganzen Vorgang dieser von ihm untersuchten Keimbildung in der Weise, dass das obere Keimblatt in einer kleinen Scheibe und darunter das alsbald in zwei Streifen gespaltene mittlere Keimblatt von der übrigen grosszelligen Dottermasse oder dem „Darmdrüsenblatt" sich absondern und darauf das letztere umwachsen. Danach entständen also die Blätter durch lokale Absonderung in übereinanderliegenden Schichten, während die Umwachsung der inneren Blätter durch das äussere allerdings mit einer Einstülpung verglichen wird (Nr. 159 S. 16. 27. 28). Ich deute die so wichtigen Durchschnittsbilder Kowalewsky's etwas anders. In Fig. 26 der betreffenden Entwickelungsgeschichte sehe ich ein relativ kleinzelliges Gewölbe über die Keimhöhle gestülpt und mit seinem Rande der grosszelligen Masse aufruhen, gerade so wie sich die primäre Keimschicht der Batrachier verhält. Fig. 27 zeigt uns den Umfang dieses kleinzelligen Gewölbes ein wenig weiter ausgedehnt, aber die am aufruhenden Rande hervortretenden grösseren Zellen nach innen unter die deutliche Keimhöhle verschoben und dort zusammenstossend, sodass dieser durch die vorgeschrittene Auflösung des Dotters in seinen Zellen charakterisirte Theil wie eine abgeplattete, die Keimhöhle enthaltende Blase auf der grosszelligen Dottermasse liegt. Mit der fortschreitenden Abplattung dieser Blase schwindet die Keimhöhle vollends; indem

sich aber die erstere stetig ausbreitet, drängen sich dotterhaltige Zellen von unten in ihre Innenschicht ein, sodass deren protoplasmareichere Elemente nur mehr auf die Peripherie beschränkt, einen nach innen umgeschlagenen ringförmigen Saum der äusseren Zellenschicht darstellen, dessen Oeffnung in dem Masse, als sie sich erweitert, von dotterhaltigen Zellen ausgefüllt wird, welche dadurch sich an die Innenfläche der äusseren Zellenschicht anlegen und wenigstens im Anfange Uebergangsformen zwischen den kleinen Zellen jenes verdickten Saums und der ganz grosszelligen unteren Dottermasse bilden (Nr. 159 Fig. 28. 29). Wir finden also am Euaxeseie eine kleinzellige polare Keimschicht, welche sich koncentrisch ausbreitend ihren eigenen Rand und die sich daran schliessenden gröberen Dotterelemente unter Verdrängung der Keimhöhle an ihre eigene Innenfläche anlagert; d. h. die Einstülpung und Umwachsung einer Entodermhemisphäre durch ein in der Entwickelung überwiegendes Ektoderm erfolgt bei Euaxes genau so wie bei den Wirbelthieren, insbesondere den Batrachiern. Wie bei diesen schliesst sich auch bei jenem Wurme ein grobzelliger Nahrungsdotter kontinuirlich an das peripherische Entoderm an; und indem der verdickte Randwulst des letzteren sich reger entwickelt, trennt er sich als mittleres Keimblatt von den trägeren Theilen, welche mit dem Nahrungsdotter ohne nachweisbare Grenze verbunden bleiben. Jenes mittlere Keimblatt von Euaxes bleibt länger, als bei den Wirbelthieren ringförmig auf den Randwulst beschränkt, während das obere Keimblatt im Wachsthum gleichsam vorauseilend über ihn hinweggleitet und dadurch von ihm sich völlig ablöst, wie es auch am Hühnerkeime geschieht. Auch der anfängliche Mangel einer offenbaren Darmhöhle kann die allgemeine Uebereinstimmung der Embryonalentwickelung von Euaxes und den Wirbelthieren nicht stören. Die Darmhöhle ist ursprünglich auch bei diesen eine zwischen Darmblatt und Nahrungsdotter befindliche Spalte, deren Lichtung bei den Knochenfischen so unansehnlich bleibt, dass sie bisher ganz übersehen wurde (S. 268), während ein Theil der embryonalen Darmhöhle der Batrachier nachträglich so reducirt wird, dass man sie irrthümlicherweise ganz schwinden liess und daher das Darmblatt, welches nach meiner Auffassung dann bereits einen grossen Theil des Nahrungsdotters umwachsen hat, mit dem letzteren identificirte (S. 269). Die deutliche Ausbildung der Darmhöhle hängt aber von der morphologischen Entwickelung des übrigen Keims ab, welche die Spalte theils unmittelbar erweitert und dadurch die Sonderung des Darmblattes fördert (vgl. S. 564), theils mit der dort angesammelten Flüssigkeit zugleich die Auflösung

des zelligen Nahrungsdotters einleitet und so den vom Darmblatte umschlossenen Raum in eine Höhle verwandelt. Da diese Vorgänge bei Euaxes erst viel später eintreten, so bleiben eben das Darmblatt und der Nahrungsdotter dieses Thiers länger in einem vollständigen Zusammenhange (Nr. 159 Taf. IV, V). — Auf Grund des voranstehenden Vergleichs muss ich die Auffassung zurückweisen, dass die Keimblätter des Euaxeseies und aller ähnlich sich entwickelnden Eier sich ohne Lageveränderung schichtenweise absondern, wonach die Umwachsung der inneren Blätter durch das äussere als ein besonderer, davon unabhängiger Vorgang erschiene; denn nach meiner Ansicht kann nur die Zellenverschiebung die Schichtung bewirken und muss die wirksame Verschiedenheit dieser Bewegung auf diejenige der Dottertheilung und endlich die erste Formdifferenz zurückgeführt werden.

Ich habe mich bei diesem Vergleiche etwas aufgehalten, um zu zeigen, dass, wenn man von den im allgemeinen entschiedeneren und klareren Befunden der Entwickelung der Wirbelthiere ausgeht, auch die auf den ersten Anschein weniger deutlichen Erscheinungen niederer Thiere sich in einer ganz bestimmten Weise deuten lassen. Denn nachdem die Gastrulabildung von Euaxes auf den einfachen Einstülpungsprocess zurückführbar erscheint, darf man annehmen, dass dasselbe sich auch für andere niedere Thiere nachweisen liesse, deren Eier weder eine offenbare Einstülpung der Keimblase noch eine ursprüngliche Darmhöhle zeigen, sondern erst eine äussere Zellenschicht um einen zelligen oder nicht zelligen centralen Dottertheil, und dann an der Peripherie des letzteren eine zweite Zellenschicht hervortreten lassen, während sich das Centrum mehr oder weniger offenbar auflöst. In dieser Weise verhalten sich bekanntlich viele Coelenteraten (vgl. Kowalewsky Nr. 160, Metschnikoff Nr. 165). Nur müsste, um den Vergleich mit der besprochenen Gastrulabildung durchführen zu können, angenommen werden, dass das Ektoderm bloss aus einem Theil der Keimblasenoberfläche entstände und die anderen Theile umwüchse; und dies bleibt desshalb möglich, weil in den meisten Fällen die Uebergänge von der Dottertheilung zum zweischichtigen Keime entweder gar nicht oder sehr unvollständig zur Beobachtung kamen.

Endlich könnte in der Entwickelung des Eies der Hydroidpolypen eine dritte abweichende Bildungsform der Gastrula gesehen werden, indem Kowalewsky an Kampanulariaeiern die Keimblase in einer fortlaufenden Reihe von Entwickelungsstufen scheinbar unverändert antraf, während von ihrer Innenfläche vereinzelte Zellen sich ablösten und im Zusammenhange mit einer

eigenthümlichen Umbildung des flüssigen Inhalts der Keimhöhle das Entoderm herstellten (a. a. O.). Nun scheint es aber doch, dass diese Zellenablösung vorzugsweise, wenn nicht ausschliesslich an einem verdickten Ende der verlängerten Keimblase vor sich geht, sodass man annehmen könnte, diese Stelle sei eine wie so häufig bei den Coelenteraten sehr beschränkte Entodermhemisphäre, welche von der an Ausdehnung ausserordentlich überwiegenden Ektodermhälfte in sehr unregelmässiger Weise nach innen gedrängt werde. Diese Ansicht wird sehr wesentlich unterstützt durch die Beobachtungen Kowalewsky's über die Entwickelung der Brachiopoden. Während nämlich die Keimblase von Argiope sich deutlich einstülpt, geschieht es bei Thecidium nicht, sondern die Keimhöhle füllt sich mit Zellen, welche von der äusseren Zellenwand sich in der Weise ablösen, dass sie aus deren festem Zusammenhange nach innen hervortreten (Nr. 161 S. 14. 15). Ein solcher Vorgang kann um so weniger als eine histiologische Absonderung des Entoderms vom blasenförmigen Ektoderm bezeichnet werden, als seine Wirkungen sich mit denen der eingestülpten Keimblase von Argiope vollständig decken. Dagegen illustrirt er die eben für das Kampanularienei gemachte Annahme sehr gut, und Beides könnte alsdann als eine in ihrer Erscheinung weniger vollkommene Form der gewöhnlichen Gastrulabildung betrachtet werden, welche aber in ihrem Kausalzusammenhange durchaus mit der letzteren übereinstimmte. Sollten aber erneuerte Untersuchungen nachweisen, dass es wenigstens bei den Coelenteraten zwei Bildungsarten des zweischichtigen Keims gebe, so dürfen auch die daraus hervorgehenden Bildungen als homologe nicht betrachtet werden. — Die Ergebnisse unserer Untersuchung lassen sich also dahin zusammenfassen, dass der zweischichtige Keim, auch wo er nicht durch eine Einstülpung einer Keimblase entsteht, allerdings auf eine solche zurückgeführt werden kann, dass aber in einigen Fällen die Homologie eine unvollständige oder zweifelhafte bleibt.

Ich gehe nun zur Bildungsgeschichte des mittleren Keimblattes über, welches, wo es vorkommt, in der morphologischen Entwickelung nächst der Gastrulabildung zuerst in Betracht kommt. Ich brauche nicht weiter zu erklären, dass, da die ganze Keimblättertheorie von der Embryologie der Wirbelthiere ausging, man natürlich auch das mittlere Keimblatt derselben zum Ausgangspunkte der Vergleichung zu nehmen hat. Dieses ist nach meinen Untersuchungen diejenige embryonale Zellenmasse, welche von der inneren oder sekundären Keimschicht nach der Absonderung des epithelialen Darmblattes übrig bleibt oder von dem epithelialen Gefüge des Entoderms sich

ablöst. Bei den bisherigen Untersuchungen der Homologien des mittleren Keimblattes hat jedoch, abgesehen von der seither bestandenen Unsicherheit dieses Begriffs bei den Wirbelthieren selbst, der Mangel einer Unterscheidung von morphologischer und histiologischer Entwickelung oder die missverstandene Remak'sche Keimblättertheorie zu ganz auffallenden allgemeinen Irrthümern geführt. Es ist mir kein Beispiel bekannt, dass nach dem Ursprunge des mittleren Keimblattes als einer indifferenten embryonalen Bildung und ohne Rücksicht auf seine etwaigen Erzeugnisse gefragt worden wäre; vielmehr wird darunter stets a priori die Grundlage des Muskel-, Nerven-, Bindegewebes u. s. w. verstanden, und je nach dem Ursprunge dieser Gewebe aus dem Ektoderm oder dem Entoderm die Homologie des mittleren Keimblattes bestätigt oder verworfen, wobei die Homologie jener beiden ursprünglichen Keimschichten offenbar durch ihre blosse Anwesenheit im Keime als erwiesen vorausgesetzt wird. Ich finde aber nach allen thatsächlichen Beobachtungen über die Entwickelung niederer Thiere meine für die Wirbelthiere begründete Ansicht nur bestätigt, dass Morpho- und Histiogenese nicht ohne weiteres zusammenfallen, sondern in einem eigenthümlichen Wechselverhältniss stehen, an welchem nur die Kausalität überhaupt, nicht aber etwa eine stets gleiche Wirkung beständig ist. Die Schwämme und viele Coelenteraten besitzen kein mittleres Keimblatt, weil die Histiogenese ihrer beiden primitiven Keimschichten so frühe eintritt, dass dadurch die weitere morphologische Entwickelung unterbrochen oder wenigstens eingeschränkt wird. Und zwar betrifft dies zunächst das Ektoderm, welches z. B. nach Metschnikoff bei den Schwämmen zur Sarkode zu verschmelzen und selbst Nadeln auszuscheiden beginnt, bevor die Gastrula vollendet ist (Nr. 164). Wenn Metschnikoff die Umbildung dieses Ektoderms in eine skeletbildende Schicht als Beweis für ihre Homologie mit einem Mesoderm ansieht, so ist dies nur eine sehr auffallende Konsequenz des häufigen Irrthums, dass die Erzeugnisse eines Embryonaltheils seine Homologie bestimmen. Demselben Irrthum unterliegt Kleinenberg, indem er die Uebereinstimmung des muskelerzeugenden Ektoderms der Coelenteraten mit dem Ektoderm der Wirbelthiere für eine „rein äusserliche gleichgültige Aehnlichkeit" erklärt, falls nicht das letztere ebenfalls das mittlere Keimblatt erzeugte (Nr. 167 S. 84). Obgleich nun diese Voraussetzung nicht zutrifft, so halte ich doch die angeblich gleichgültige Aehnlichkeit für eine echte morphologisch-genetische Gleichwerthigkeit, das von Kleinenberg in Betracht gezogene Verhältniss aber für eine blosse Analogie. Die muskulösen

Ektodermfortsätze der Hydroiden bilden überhaupt niemals eine Embryonalanlage, welche einem Keimblatte verglichen werden könnte, sondern sind sekundäre histiologische Bildungen von ganz ähnlicher Bedeutung wie die aus der Oberhautanlage der Batrachier hervorgehenden Seitennerven. Erst bei den höheren Coelenteraten finden sich unzweideutige Spuren eines mittleren Keimblattes als einer indifferenten zelligen Anlage zwischen Ekto- und Entoderm, deren Ursprung von dem letzteren bei Cassiopea und namentlich bei Pelagia beobachtet worden ist (Nr. 160). Für Alcyonium vermuthet KOWALEWSKY die Abstammung derselben Schicht vom Ektoderm darauf hin, dass sie demselben dichter anliege als dem Entoderm; doch hat sich die gleiche und ähnlich begründete Vermuthung bei den Wirbelthieren als irrthümlich erwiesen und ist jedenfalls von keiner Bedeutung gegenüber den ersteren positiven Beobachtungen. Anderenfalls hätten die Alcyonien und vielleicht auch andere Anthozoen kein Homologon eines mittleren Keimblattes, sondern gleich den Hydroidpolypen nur analoge Bildungen. Ebenso widersprechend sind die Angaben bezüglich der Ktenophoren, indem von demselben Beobachter in zwei Familien (Euchariden, Cydippiden) das Gallertgewebe mit seinen zelligen Theilen vom Ektoderm, bei den Beroiden vom Entoderm abgeleitet wird (Nr. 160 S. 35. 36). Aehnlich wie bei Pelagia, nur umfassender entwickelt sich ein mittleres Keimblatt vom Entoderm bei den Stachelhäutern; und da meines Wissens die Beobachtung METSCHNIKOFF's, dass bei den jüngsten Larven dieser Thiere einzelne oder gruppenweise vereinigte Zellen sich zu dem Zwecke von der Darmanlage ablösen (Nr. 166), noch nicht bestätigt worden ist, thue ich es hiermit auf Grund meiner eigenen Beobachtungen. Dieses mittlere Keimblatt der Echinodermen bildet keine primär-morphologischen Anlagen, sondern nach meinen Befunden sehr bald ein netzförmiges Bildungsgewebe, ganz übereinstimmend mit dem interstitiellen Gewebe der Wirbelthiere, welches erst später sich zu sekundär-morphologischen Bildungen (Darmmuskel-, Perisomschichten, Nerven) den übrigenTheilen anpasst.*

Bei den übrigen Wirbellosen ist nach den besten Beobachtungen (Nr. 159, 160, 161) ein echtes mittleres Keimblatt als anfangs indifferentes

* Das gedachte Zellennetz schien mir wenigstens bei Ophiurenlarven auch ebenso wie bei den Vertebraten zu entstehen. An den jüngsten Larven füllen zusammengedrängte rundliche Zellen den grössten Theil des von der Keimhöhle zurückgebliebenen Raumes aus; indem der letztere durch Ansammlung von Flüssigkeit wächst, werden die bereits theilweise verbundenen Zellen zu einem Netz auseinandergezogen. Später wird es durch freie Wanderzellen vervollständigt (vgl. S. 492 u. flg.).

Produkt des Entoderms vorhanden, und nur in seiner Abgrenzung gegen das andere Produkt derselben Keimschicht oder das Darmblatt kann ich mit Kowalewsky nicht übereinstimmen, welcher die ursprünglichen Ausstülpungen der Gastrulahöhle bei Sagitta und den Brachiopoden, weil sie sich später in die gesonderte sogenannte Peritonealhöhle verwandeln, als Theile des mittleren Keimblattes behandelt. Das letztere erscheint bei den Vertebraten nicht als beliebiger Abschnitt des Entoderms oder der sekundären Keimschicht, sondern als indifferente Zellenmasse, welche ausserhalb der unmittelbaren Auskleidung der ganzen Gastrulahöhle, also ausserhalb des sich absondernden Darmblattes zurückbleibt. Wenn daher ganze Theile der ursprünglichen Darmhöhle, indem sie an ihrer Aussenfläche eine dem mittleren Keimblatte homologe Zellenmasse absondern, sich selbst vom bleibenden Darm abschnüren und eine Peritonealhöhle bilden*, bleiben sie immerhin echte Homologa von anderen Darmaussackungen. Nachdem Metschnikoff die sogenannte Peritonealhöhle und das Wassergefässsystem der Echinodermen als symmetrische Ausstülpungen des primären Darmschlauchs nachgewiesen hat (Nr. 166), was ich in vollem Umfange bestätigen kann, muss man ihm auch ferner folgen, wenn er neuerdings diese Abschnürungsräume mit den blossen Ausstülpungen des embryonalen Darms der Ktenophoren vergleicht (Nr. 165 S. 74). Alsdann lässt sich die folgende Entwickelungsreihe des ursprünglichen Darmraums aufstellen. 1. Einfache vom Entoderm ausgekleidete Gastrulahöhle, erhalten bei den einfachsten typischen Schwammformen (Ascones der Kalkschwämme Haeckel) und bei einigen Hydroidpolypen mit gar keinen oder soliden Tentakeln (Protohydra, Cordylophora u. s. w.); 2. verzweigte Darmhöhle oder das gesammte Gastrovaskularsystem der meisten Schwämme und Coelenteraten; 3. Darm mit abgetrennten Aussackungen und Verzweigungen oder den Peritoneal- und Wassergefässräumen der Echinodermen, Brachiopoden und Sagitten. Ausserdem kommt es mir nach der Darstellung Kowalewsky's sehr wahrscheinlich vor, dass die „Leibeshöhle" der Arthropoden in ganz ähnlicher Weise von der ursprünglichen Entodermeinstülpung sich abschnürt, wogegen bei den Oligochaeten ähnlich wie bei den Wirbelthieren das mittlere Keimblatt eine seröse

---

* Ich selbst habe eine solche Ablösung der dem mittleren Keimblatte vergleichbaren Bildungszellen von dem eben eingestülpten Entoderm bei Sagitta noch vor dessen Aussackung gesehen. Und da bei den Echinodermen die Darmmuskulatur längst fertig ist, bevor das Peritonealblatt den Darm umwächst, so ist selbst die Analogie desselben Blattes mit dem Visceralblatte (Darmfaserblatte) der Vertebraten unvollständig.

Leibeshöhle bildet. Sollte die Angabe Kowalewsky's richtig sein, dass dasselbe Keimblatt des Amphioxus in doppelter Anlage aus beiden primären Keimschichten hervorgehe (Nr. 111 S. 6), so würden seine definitiven vier Keimblätter gar keine Homologie mit den drei Blättern anderer, namentlich der Wirbelthiere darbieten; wesshalb ich denn doch jene nicht sehr zuversichtliche Angabe im Gegensatz zu Haeckel (vgl. S. 860) in Zweifel ziehen möchte.

Hinsichtlich des mittleren Keimblattes lässt sich also Aehnliches behaupten wie über die Gastrulabildung, dass nämlich nur ein Theil der bisherigen Beobachtungen sich in Uebereinstimmung bringen lässt, ohne dass wir ein Recht hätten, alle abweichenden Darstellungen zu verwerfen, dass aber anderseits die verschiedenen Erscheinungen einer vom Entoderm abstammenden Zwischenschicht eine fortlaufende Entwickelungsreihe eines und desselben Vorgangs darstellen. Sowie am Anfange der Metazoenreihe die beiden primären Keimschichten sich etwas anders zu bilden scheinen (Schwämme) als weiterhin, dann der Einstülpungsprocess der Keimblase unvollkommen beginnt (Hydroidpolypen), um sich aufwärts immer vollständiger und umfassender auszubilden, so fehlt auch die Bildung eines mittleren Keimblattes bei den Schwämmen und einem Theil der Coelenteraten ganz und erscheint erst allmählich in einer den beiden anderen Blättern koordinirten Form. Wird es nämlich anfangs durch das ganze Ektoderm (Schwämme) oder histiogenetische Erzeugnisse desselben physiologisch vertreten (Hydroidpolypen, Anthozoa? Ctenophora?), so sind auch die ersten einem mittleren Keimblatte homologen Absonderungen des Entoderms (Cassiopea, Pelagia, Beroe) weniger als eine morphologische Embryonalanlage wie als ein histiogenetisches Produkt des Entoderms zu betrachten. Erst bei den Echinodermen erscheint zum Theil ein etwas kompakteres mittleres Keimblatt, welches aber dennoch nur durch die histiologische Zwischenform eines netzförmigen Bildungsgewebes in die sekundären Erzeugnisse übergeht, sodass bei dieser seiner ungenügenden Entwickelung Theile der Darmhöhle vikarirend eintreten müssen (Echinodermen, Sagitta, Brachiopoden); und nicht früher als bei den höheren Würmern gelangt das mittlere Keimblatt zu der Ausbildung, welche es befähigt, in die morphologische Entwickelung des Thiers bestimmend einzugreifen. Dieser allgemeine Parallelismus in der Entwickelung der Gastrula und des mittleren Keimblattes lässt sich nun ganz wohl auf eine Abhängigkeit des letzteren von der Entwickelungsstufe der Gastrula zurückführen, welche ihrerseits wenigstens bis zu einem gewissen Grade als Ausdruck für das Mass der ersten Formdifferenz der

die morphologische Entwickelung einleitenden und unterhaltenden Dotterströmungen gelten kann. Denn die Steigerung dieser Differenz steigert auch den Gegensatz beider Hemisphären der sich theilenden Dotterkugel, alsdann aber auch die Bedingungen zu einer raschen und umfassenden Einstülpung; je früher aber bestimmte Formleistungen erscheinen, desto mehr werden die Anpassungsbedingungen für die folgenden Wirkungen gegliedert, sodass ganz im allgemeinen eine grössere primäre Formdifferenz auch mehr leistet. Doch muss uns die einfachste Ueberlegung sagen, dass aus den bisher allein betrachteten Massverhältnissen der im oberen Theilungspol auslaufenden Eiaxe die Mannigfaltigkeit aller Formbildungen sich nicht erklären lasse. Allerdings behält jene Formdifferenz als Massstab für die quantitative Ausbildung der Keimblätter ihre Bedeutung durch die ganze Reihe der Metazoen; aber die oft sehr frühe sich offenbarende besondere und bestimmte Anordnung dieser embryonalen Grundlagen, also auch ihre daraus folgende eigenthümliche Umbildung und gegenseitige Anpassung zu einer bestimmten typischen Grundform kann nur von anderen als den genannten Formbedingungen abgeleitet werden. In der folgenden Betrachtung dieser Verhältnisse und namentlich der Haupterzeugnisse der Keimblätter muss ich mich aber natürlich noch viel mehr als bisher auf ausgewählte Beispiele beschränken.

Indem ich erst bei gewissen Protozoen eine konstante Formdifferenz der ersten Dotterströmung und zwar in einfachster Gestaltung, für die Metazoen aber in steigender Gliederung annehme, so sollen damit die Thatsachen nicht unter schematische Formeln gebracht werden, von denen die eine die anderen absolut ausschlösse. Ich denke vielmehr, dass wenn anfangs bei den niedersten Protozoen die Formdifferenzen der radiären Dotterströmung nach allen Seiten schwanken, allmählich die eine so weit überwiegt, dass sie, konstant geworden, die anderen nicht zu nachdrücklicher Wirkung gelangen lässt, ohne sie völlig auszuschliessen. Diese erste konstante Formdifferenz kann auch in der Keimblasenform nicht auf einer entschieden ungleichtheiligen Hauptaxe beruhen, weil dadurch bereits die Gastrula angelegt würde; unter den Protozoen muss daher die Formdifferenz in dem sich entwickelnden Eie in relativ gleichtheiligen Abänderungen der Durchmesser sich bewegen, während jene oftgenannte Hauptaxe, deren Ungleichtheiligkeit in der Excentricität des ersten Lebenskeims zum Ausdruck gelangt, durch die in ihr enthaltenen Bedingungen zur Gastrulabildung von den Proto- zu den Metazoen hinüberführt. Denken wir uns nun, dass diese naturgemäss senkrechte Hauptaxe (S c h e i t e l a x e) die

gleichtheiligen Durchmesser, welche für die Herstellung einer Keimblase noch genügten, nicht ablöse, sondern neben ihnen zur Entwickelung komme, so würden diese, durch die Excentricität des Lebenskeims aus Durchmessern in excentrische Axen verwandelten Richtungslinien in einer horizontalen (Aequatorial-) Ebene liegend und einander und die Scheitelaxe rechtwinkelig schneidend gedacht werden müssen (Kreuzaxen). Werden nun diese beiden Kreuzaxen als von früher her unter sich ungleich angenommen (Formdifferenz der Keimblasenform), so muss nach dem von mir vorausgesetzten Kausalzusammenhange der Dotter- und Zellentheilung (vgl. S. 58. 81. 93—96. 249) dieselbe im Bereiche der kürzeren Axe oder auf zwei entgegengesetzten Seiten der primären Keimschicht und darauf der Gastrula beschleunigt werden, die Flächenausdehnung dort überwiegen, sodass die Gastrula keinen kreisförmigen, sondern einen regelmässig elliptischen Querdurchschnitt bekäme. Ein solches Verhältniss der Eiaxen und ihrer Wirkungen ist nun thatsächlich und sehr deutlich an manchen in der Theilung begriffenen Eiern und den symmetrisch abgeplatteten Gastrulaformen vieler Coelenteraten ausgesprochen (vgl. Nr. 160 Taf. II, VII, Nr. 165 Taf. III Fig. IV). Ferner können wir uns statt der gleichtheiligen Abänderung der einen Kreuzaxe eine ungleichtheilige entstanden denken, und würden davon konsequenterweise neben der ursprünglichen polaren Differenz der Dottertheilung auch eine solche in querer Richtung und demzufolge eine Beschleunigung der Gastrulabildung am kürzeren Ende der neuen Axe erwarten. Bei den Wirbelthieren vermochte ich eine solche einseitige Abweichung von der gleichmässig koncentrischen Ausbreitung der primären Keimschicht erst während des Beginns der Einstülpung (Batrachier) oder doch nach abgelaufener Dottertheilung (Knochenfische) nachzuweisen; Kowalewsky lässt uns in seiner vortrefflichen Arbeit über die Entwickelung des Euaxes und des Lumbricus die Ursachen jener ungleichmässigen Gastrulabildung schon im ersten Anfange der Dottertheilung erkennen (Nr. 159 Taf. III). Doch ist daneben ein gewisses Uebergewicht der Theilungsvorgänge in der gleichtheiligen Kreuzaxe bemerkbar, sodass die Zone der schneller getheilten kleineren Elemente auf den beiden Längsseiten am breitesten bleibt (a. a. O. Fig. 8. 9. 13. 14. 16). Erst bei den Wirbelthieren geht das Uebergewicht der ganzen Entwickelung vollständig auf den einen Pol der ungleichtheiligen Kreuzaxe über. Die andere Kreuzaxe greift allerdings auch noch durch ungleichhälftige Ausbildung in die Kombinationen der übrigen Formdifferenzen ein, bleibt aber im allgemeinen weniger bedeutsam und soll daher erst später

zur Erörterung kommen. Hier will ich aber die allgemeine Bedeutung jener näher bezeichneten ursprünglichen Formdifferenzen des sich entwickelnden Metazoencies zu erklären versuchen (vgl. den Holzschnitt S. 880).

Die erste für die Metazoen in Betracht kommende Formdifferenz der radiären Dotterströmung erzeugt durch den oftgenannten mechanischen Kausalzusammenhang die Gastrula, und die betreffende ungleichtheilige Hauptaxe des Eies oder die Scheitelaxe wird, sowie sie die Pole der Keimblase bestimmte, auch zur Hauptaxe der Gastrula (S. 880 Fig. I. II). Bleiben die Kreuzaxen gleich und indifferent, so hat jene Gastrulaaxe, welche natürlich mit der Längsaxe der primitiven Darmhöhle zusammenfällt, die Bedeutung, dass alle Keimtheile in ihrem Umfange in der Weise gleichmässig angelegt sind, dass jeder Querdurchschnitt der Gastrula eine regelmässig radiäre Anordnung zeigt, die verschiedenen Querdurchschnitte aber je nach dem Mass der Differenz der beiden Pole in deren Nähe verschieden abändern. Für jeden axialen Längs- und jeden Querdurchschnitt liegt also die wesentlichste Formbedingung in dem Gegensatz von Peripherie und Axe oder Centrum, sodass die etwaigen weiteren Umbildungen jener gleichmässigen Gastrula auch nur in gleichmässig radiärer Form erfolgen können. Damit ist der Strahltypus gegeben. Doch darf man dabei nicht an ein starres Schema denken. So ist es für viele Schwämme leicht möglich, dass durch eine zu geringe Beständigkeit der besprochenen Formdifferenz die Gastrulaform überhaupt nicht zu einer regelmässigen Entwickelung gelangt oder dieselbe sekundär abändert. Ferner wird die radiäre Grundform, welche zudem oft ausschliesslich in der Vierzahl der Kreuzradien zum Ausdrucke kommt (Rugosa, Medusae), durch einen mässigen Grad von gleichtheiliger Differenz in einer Kreuzaxe nicht beeinträchtigt, weil dadurch nur die Radien symmetrisch abgeändert werden, nicht aber die Gastrulaaxe selbst; dieses Verhalten trifft man bereits unter den Schwämmen (Grantia compressa), noch häufiger wie erwähnt unter den Coelenteraten, und zwar bei Larven und entwickelten Thieren (Hydroidlarven, Ktenophoren). Und selbst wenn wir die Grenzen erlaubter Deduktionen in diesem Gebiete der Morphologie eng ziehen, so scheint es mir doch statthaft, aus der Entwickelungsgeschichte der Siphonophoren den Schluss zu ziehen, dass unter den Coelenteraten selbst die Wirkungen einer ungleichtheiligen Kreuzaxe sich bemerkbar machen. Eine Radialebene tritt bereits am jungen Embryo ganz offenbar vor allen anderen hervor und ändert dadurch die gesammte Anordnung der Organisation in der Weise ab, dass obgleich die radiäre Grundform im allgemeinen erhalten bleibt, wie wir denn die Scheitelaxe

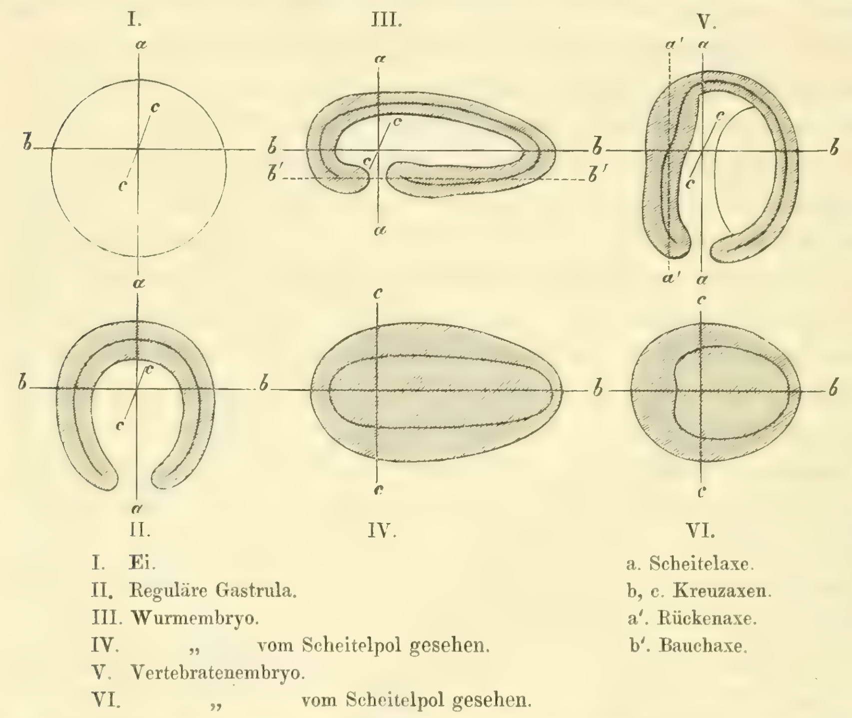
des Eies in die Darmaxe übergehen sehen, dennoch die Symmetrie des Strahltypus verloren geht, was nicht nur in der Stellung, sondern auch in der höchst divergenten Entwickelung der aus dem polypoiden Centralkörper hervorwachsenden Organe sich kundgibt (Nr. 165 Taf. VI, X—XII)*. Wir finden also, dass die gesetzmässige Differenzirung der Kreuzaxen, welche bei den Schwämmen noch selten ist, in ihrer einfachsten gleichtheiligen Form bei den Larven der Hydroiden allgemein wird, bei vielen Anthozoen und namentlich den Ktenophoren im vollendeten Zustande erhalten bleibt, und bei den Siphonophoren sogar in eine ungleichtheilige Form übergeht. Daraus lässt sich aber entnehmen, dass alle im Eie möglichen und in erster Linie massgebenden Formdifferenzen nicht nur bereits im niedersten Metazoentypus vereinigt vorkommen, sondern dass sie sich auch bis zu einem gewissen Grade gleichmässig steigern, sodass in dem Verhältniss, als die Ausbildung der Keimblätter zunimmt, auch die sekundären Formdifferenzen beständiger hervortreten. Der Strahltypus wird aber immerhin durch eine solche relativ geringe Höhe jener Steigerung begrenzt, dass diese sekundären Differenzen jedenfalls nicht zu typisch bestimmendem Einfluss gelangen, womit eben auch eine gegenüber anderen Typen schwächere Entfaltung der ersten Formdifferenz in der Scheitelaxe und daher der embryonalen Grundlagen zusammenfällt. Dieses

* Mit dieser Auffassung schliesse ich mich natürlich Metschnikoff an, welcher die sogenannten polymorphen Individuen eines Siphonophors für Organe erklärt (a. a. O. S. 38). Es ist hier nicht der Ort, diese Ansicht näher zu begründen und beschränke ich mich daher auf die Bemerkung, dass die Lehre vom Polymorphismus der Siphonophoren sich auf unpräcise Begriffe der Knospung und der Individualität stützt. Eine Knospe ist stets ein physiologisches Produkt, setzt also ein vollständiges Leben des Keimbodens voraus, wovon aber während der morphologischen Entwickelung keine Rede sein kann. Daher knospen fertige Schwammindividuen, Hydroidstöcke, auch wohl die thatsächlich wachsenden Scyphistomen, nicht aber die noch nicht individualisirten Eiprodukte; man müsste denn den besonderen Sinn des Wortes „Knospung" ganz aufgeben und mit Haeckel auch die Segmentirung der Wirbelthierembryonen als „terminale Knospung" ansehen (Nr. 100 II S. 137). Anderseits ist die Folge der schematisch-analysirenden Auflösung des Individualitätsbegriffs durch Haeckel (vgl. S. 600) die, dass dieses Wort „Individualität" nunmehr nicht ein bloss nach dem Entwickelungsgrade verschiedenes Verhältniss, sondern ganz heterogene Dinge bezeichnet. So kann offenbar die „untheilbare morphologische Individualität" nichts anderes bedeuten als die blosse Abstraktion der Form, welche aber zur organischen Individualität in keiner näheren Beziehung steht als zu irgend einem beliebigen Formverhältnisse. Bei einer solchen willkürlichen Zersplitterung eines Begriffs kann das in verschiedenem Sinne gebrauchte Wort allerdings gewisse Schwächen einer Erklärung verdecken, um jedoch andere um so leichter hervortreten zu lassen. So lässt sich dadurch der Polymorphismus der Siphonophoren vertheidigen, aber die Konsequenz nicht ausschliessen, dass jeder beliebige andere Organismus dasselbe Verhältniss zeigt.

spricht sich in verschiedenen Richtungen der individuellen Entwickelung der Coelenteraten aus. Einmal können wir uns dadurch die Erfahrung erklären, dass mit dem Vorherrschen der ersten Formdifferenz oder mit dem radiären Typus ein Uebergewicht des einfachen Entoderms oder des Darmblattes in der morphologischen Entwickelung zusammenhängt. Da die letztere mit der Dottertheilung in der Ektodermhemisphäre beginnt, und diese wiederum ihre erste und wichtigste Arbeit in der Entodermausstülpung, also ausserhalb ihres eigenen Bereichs leistet, bevor für sie selbst differentere Anpassungsbedingungen entstehen, so ist es natürlich, dass die morphologische Entwickelung des Ektoderms sich früher erschöpft und gleichsam ungünstiger arbeitet als im Entoderm, wo sie später aber auch sofort unter der bestimmenden Formbedingung der typischen Anordnung anhebt. Kommt daher der radiäre Typus vorherrschend im Entoderm zum Ausdruck, sodass das Ektoderm nur mehr passiv, sekundär daran theilnimmt, so ist dennoch ein bezüglicher Fortschritt innerhalb desselben Typus nicht zu verkennen: bei den Hydroiden bleibt das obere Keimblatt morphologisch indifferent, dann gibt sich seine selbstthätige Entwickelung wenigstens in einer stärkeren gleichmässigen Ausdehnung (Medusenschirm) und, wenn sie endlich noch unter dem Einflusse der schneller gebildeten Gastrula erfolgt, in selbstständigen radiären Bildungen zu erkennen (Rippen, Tentakel der Ktenophoren, Schwimm-, Deckstücke u. s. w. der Siphonophoren). Mit der niederen Formstufe des Strahltypus hängt ferner nicht nur die dürftige Entfaltung eines mittleren Keimblattes, sondern überhaupt die geringe histiologisch-physiologische Differenzirung des ganzen Organismus zusammen (S. 874), wobei aber immer Ursache und Wirkung eine Reihe von verschiedenen Entwickelungsstufen darstellen.

Die eben entwickelten allgemeinen Gesichtspunkte über das Wechselverhältniss und die Wirkung der Formdifferenzen der Eiaxen finden ihre Bestätigung in den über den Coelenteraten stehenden Thieren. Die für die Würmer bereits angegebenen ursprünglichen Formbedingungen erzeugen ein Uebergewicht der Entwickelung auf zwei symmetrisch entgegengesetzten Seiten der Gastrula, sodass die aktiven Wirkungen der zweiten ungleichtheiligen Kreuzaxe dagegen zurücktreten. Immerhin bestimmt die letztere die vorherrschende Ausdehnung jener Seiten nach dem trägeren Kreuzpole, wodurch die ganze Gastrula in derselben Richtung ausgezogen wird und eine neue Längsaxe des Darms rechtwinkelig zu der früheren Gastrulaaxe entsteht, während diese nur noch in der Einstülpungsöffnung, d. h. in sehr vielen Fällen

dem späteren Munde sich erhält (s. u. Fig. III. IV). Da die nach meiner Darstellung vom Kausalzusammenhange der Embryonalentwickelung nothwendigen ursprünglichen Formursachen einer solchen Larvenform in den Dottertheilungsbildern einiger Ringelwürmer einen getreuen Ausdruck finden (Nr. 159 Taf. III), so ist es wohl erlaubt anzunehmen, dass die gleiche Larvenform der Echinodermen, welche namentlich bei Pentacta und den wurmförmigen Seesternlarven J. Müller's deutlich hervortritt (Nr. 162, Nr. 168 Taf. VI, VII, Nr. 169 Taf. I), und die typische Anordnung der entwickelten Plattwürmer ganz ähnliche Ursachen



I. Ei.
II. Reguläre Gastrula.
III. Wurmembryo.
IV. „ vom Scheitelpol gesehen.
V. Vertebratenembryo.
VI. „ vom Scheitelpol gesehen.

a. Scheitelaxe.
b, c. Kreuzaxen.
a'. Rückenaxe.
b'. Bauchaxe.

haben. Diese drei Gruppen haben also als gemeinsamen Ausgangspunkt ihrer Formbildung neben der ungleichtheiligen Scheitelaxe eine überwiegende gleichtheilige und eine untergeordnete ungleichtheilige Kreuzaxe, also die schon bei den höheren Coelenteraten nachweisbaren Formdifferenzen, aber in solcher Steigerung, dass die Gastrulaaxe nicht erhalten bleibt, sondern durch eine rechtwinkelig auf sie stossende Darmaxe ersetzt wird. Aber auch in jenen drei Gruppen divergirt die Entwickelung in Folge eines ungleichen Masses jener Steigerung schliesslich so weit, dass sie in drei verschiedene Typen ausläuft. — Die definitive Grundform der Plattwürmer weicht nach meiner

Ansicht von der bezeichneten Larvenform am wenigsten ab; denn sie behält die Darmaxe als Richtungslinie des ganzen Körpers, sodass die Scheitelebene *a b* (Medianebene) und die Kreuzebene *b c* (Frontalebene) allerdings unter sich differiren, aber jede für sich relativ symmetrisch oder gleichtheilig bleibt. Man kann daher diese Ebenen mit den bilateral abgeänderten Radialebenen der Ktenophoren vergleichen, wobei als grundsätzliche Differenz die verschiedene Bedeutung der beiderlei Darmaxen erscheint. Viel näher stehen den Coelenteraten die Echinodermen, deren Larven bereits durch die bilateralen Darmausstülpungen eine Aehnlichkeit mit den Ktenophoren erhalten (Metschnikoff). Indem aber eine von diesen bilateralen, radiär getheilten Embryonalanlagen sich theilweise zurückbildet und dadurch die andere allein mit ihrer gleichmässig radiären Theilung den Darm umwachsen lässt, wird von dieser Seite her eine entsprechende Anpassung der übrigen noch indifferenten Theile des Ekto- und Mesoderms bewirkt; es verwandeln sich demnach die paarig symmetrischen Hauptebenen der Plattwürmer bei den Echinodermen mit wenigen Ausnahmen in lauter gleiche Radialebenen. Kurz, der Strahltypus, dessen allgemeinster Ausdruck in der centralen Darmaxe auch den Plattwürmern nicht fehlt, kommt bei den Stachelhäutern schliesslich zu ganz besonders deutlicher Entwickelung, wobei nur wie bei den Plattwürmern die neue Darmaxe eine grundsätzliche Abweichung von den Coelenteraten bildet. Bei dieser Rückbildung der bilateral angeordneten Theile der Echinodermenlarven zur Strahlform ist es wiederum der embryonale Darm, von welchem die Veranlassung zu der letzteren gerade so wie bei den Coelenteraten selbst ausgeht. Schon die Gastrula der Echinodermen zeigt uns deutlich, dass die Entodermeinstülpung im Verhältniss zu derjenigen der Würmer eine schwache ist (Nr. 162); und wenn dies schon auf ein geringes Mass der Formdifferenz in der Scheitelaxe des Eies deutet, so wird dieser Hinweis noch unterstützt durch die weitere morphologische Entwickelung, welche ähnlich wie bei den Ktenophoren wesentlich vom Darmblatte ausgeführt wird, während das Ektoderm nur in untergeordneten Bildungen sich selbstständig entwickelt, das mittlere Keimblatt aber als bloss sekundär geformtes netzförmiges Bildungsgewebe auftritt.

Zeigen uns schon die eben behandelten beiden Gruppen eine nicht unbedeutende Divergenz der Entwickelung von einem wahrscheinlich gleichen Ausgangspunkte aus, so entfernen sich die Ringelwürmer noch weit entschiedener von demselben, und zwar wiederum nur durch eine weitere

Steigerung der oftgenannten Formdifferenzen. Zunächst bewirkt sie eine Beschleunigung der Gastrulabildung, sodass dieselbe im Anfange der Dottertheilung beginnend ein mächtiges Entoderm mit einem frühe sich abspaltenden ansehnlichen mittleren Keimblatte anlegt. Die ausgeprägt bilateral-symmetrische Anlage des letzteren erlangt auch den massgebenden Einfluss auf die typische Gestaltung dieser Thiere. Einmal wird das Darmblatt von einer aktiven morphologischen Entwickelung dadurch ausgeschlossen, dass die Grundzüge derselben durch die beiden anderen weit vorauseilenden Keimblätter festgestellt sind, ehe jenes seine andauernde Indifferenz aufgibt, welche eben die Folge davon ist, dass die untere Eihälfte (Darmblatt und eventuell Nahrungsdotter) durch die Begünstigung der um den oberen Pol gelegenen Eitheile (oberes, mittleres Keimblatt) gleich bei der Dottertheilung ausserordentlich zurückbleibt. Ferner kann aber auch die Bildungsthätigkeit des oberen Keimblattes auf diejenige des mittleren zurückgeführt werden; denn die geringe Verdickung des ersteren über dem Randwulste tritt erst mit der Ausbildung des letzteren hervor und bleibt während der Umwachsung des übrigen Entoderms auf ihn beschränkt (Nr. 159 Taf. IV). Es ist daher durchaus gerechtfertigt, die paarigen Keimstreifen in erster Linie nur auf das mittlere Keimblatt zu beziehen. Durch ihre symmetrische Disposition auf zwei entgegengesetzte Seiten des Einstülpungsrandes der Gastrula unterscheiden sie sich ebenso sehr von den ersten morphologischen Anlagen der Vertebraten, wie sie dadurch die in zwei Längsebenen relativ symmetrische Anordnung der Embryonalanlagen der Echinodermen und Plattwürmer verhindern. Denn mit der sich zusammenziehenden Gastrulaöffnung kommen sie auf die Seite des unteren Eipols, wo sie endlich in der durch sie gleich von Anfang bestimmten Medianebene und unter Einschluss der Mundöffnung zusammenstossen und auf diese Weise sowohl im eigenen Bereich wie auch im oberen Keimblatte, dessen bilaterale Verdickungen darüber gleichfalls zusammenfliessen, die Anlage je einer unpaaren Bildung veranlassen, des merkwürdigen Analogons einer Wirbelsaite und des Bauchmarks (Nr. 159 S. 20). Jede Homologie dieser Bildungen mit der Chorda und dem Nervensystem der Vertebraten ist selbstverständlich ausgeschlossen, aber nicht etwa desshalb, weil sie auf der oralen oder Bauchseite liegen, denn die „ventral“ und „dorsal“ genannten Lagebeziehungen stimmen in beiden Typen überhaupt nicht überein, wie ein Blick auf die Schemata zeigt (S. 880 Fig. III—VI); sondern weil jene

Axentheile der Vertebraten primär unpaar*, diejenigen der Würmer aber aus einem Zusammenstoss symmetrisch paariger Anlagen sekundär entstehen. Ausserdem muss hervorgehoben werden, dass nach den vorliegenden embryologischen Thatsachen sowohl bei den Oligochaeten wie bei Sagitta das obere Schlundganglion genetisch zum Bauchmarke gehört. — Die Keimstreifen des mittleren Keimblattes führen aber noch eine weitere Neuerung der morphologischen Entwickelung herbei, die Flächenspaltung und die Quergliederung, welche allerdings in ihren nächsten, lokalen Anpassungsbedingungen mit derjenigen der Wirbelthiere übereinzustimmen scheinen, ohne dass jedoch die weitere Entwickelung der Segmente in diesen beiden Abtheilungen des Thierreichs irgend welche bestimmten Homologien böte**. Die Lagebeziehungen dieser Segmente zu den unpaaren zwischen ihnen entstehenden Organen lassen es unmittelbar erkennen, dass die Hauptrichtungslinie des Körpers solcher Würmer aus der Darmröhre auf die durch jene Körpertheile ausgezeichnete Seite der Leibeswand übergegangen ist, womit sich eine wichtige Veränderung der primären, in zwei Richtebenen symmetrischen und folglich darmaxigen Wurmform vollzogen hat. Sie ist ventro-axial geworden, sodass sie von den ursprünglichen Lagebeziehungen der Gastrula nur noch die orale Seite und deren Gegensatz im Rücken behält. Da nach dem Gesagten diese Veränderung der Grundform sich leicht auf eine Steigerung der Formdifferenzen des Eies zurückführen lässt, so brauche ich die weiteren Folgen derselben für die Organisation der höheren Würmer nicht näher auszuführen. Die hier zum ersten Mal auftretende primär-morphologische Entwickelung des mittleren Keimblattes überträgt ihre Formen nicht nur auf das obere Keimblatt, sondern bietet in ihrem eigenen Bereiche so mannigfaltige neue Formbedingungen, dass die höhere histiologische Differenzirung als Folge einer solchen morphologischen selbstverständlich ist.

*) Wer von meiner bezüglichen Darstellung bei den eigentlichen Wirbelthieren (S. 157. 158) sich nicht will überzeugen lassen, den kann ich an dieser Stelle auf Ascidia und Amphioxus verweisen.

**) Ich erinnere zunächst daran, dass die getrennten Segmente und die primär und grösstentheils überhaupt nicht segmentirten Seitenplatten zwei verschiedene Keimtheile darstellen. Die aus den Segmenten der Würmer hervorgehende Leibeshöhle und ihre Segmentalorgane können daher den ähnlichen Erzeugnissen der Seitenplatten der Wirbelthiere nicht homolog sein; die Segmentalorgane als röhrenförmige Auswüchse der Segmentwand in die Leibeshöhle hinein (Nr. 159 S. 25) haben insbesondere mit den Urnieren, mit denen sie Kowalewsky selbst vergleicht (S. 29), nur die genetische Aehnlichkeit, dass sie im mittleren Keimblatte als Röhren entstehen, was sich aber natürlich auch vom Herzen und anderen heterogenen Organen behaupten lässt.

Den höheren Würmern sind die Arthropoden und die Brachiopoden nach ihrer Entwickelung unbedingt anzureihen; vielleicht dürfen auch die Mollusken derselben Grundform, natürlich in weiteren Grenzen, zugezählt werden. Bei den Insekten liegt die Gastrulaöffnung als lange Spalte zwischen den bilateral symmetrischen Randwülsten (Nr. 159 Taf. VII), sodass die Lage der die Körperaxe bestimmenden Hauptorgane (mit Einschluss des oberen Schlundganglions), parallel zur sekundären Darmaxe oder rechtwinkelig zur Scheitelaxe des Eies und zur Gastrulaaxe leicht verständlich ist. Doch ist das Zusammenfliessen dieser paarigen Anlagen zu unpaar-axialen weniger vollständig als bei den Oligochaeten, welche den Schluss einer Entwickelungsreihe bilden, die mit einer relativ symmetrischen Trennung der bilateralen Anlagen bei den Ktenophoren und Echinodermen beginnt und dann durch die Plattwürmer zu den höheren Formen des ventro-axialen Typus führt.

Ueber die Wirbelthiere brauche ich nicht viel zu sagen. Das sie von dem eben betrachteten Typus unterscheidende Merkmal ist bei der allgemeinen Steigerung aller Formdifferenzen das sehr früh hervortretende Uebergewicht jener im vorigen Typus noch untergeordneten ungleichtheiligen Kreuzaxe, sodass Ektoderm und mittleres Keimblatt gleich primär in einseitigen unpaaren Anlagen die künftige Richtungslinie des Körpers bestimmen, welche aber nicht wie im ventroaxialen Typus aus der sekundären, abgebogenen Darmaxe, sondern aus der ursprünglichen Gastrulaaxe verschoben wird, dieser also parallel liegt (vgl. S. 880). Mit anderen Worten, wenn der Rücken eines Wurms oder Arthropoden dem oberen Polfeld des Eies entspricht, so entsteht der Rücken des Wirbelthiers längs einer meridionalen Linie desselben; die Einstülpungsöffnung der Gastrula, welche bei den erstgenannten Thieren zum Munde wird, bezeichnet bei den Vertebraten (Knochenfische, Batrachier) die Lage des künftigen Afters *. Sowie nun im Strahltypus das Darmblatt oder doch das ungetheilte Entoderm, im ventro-axialen Typus das mittlere Keimblatt die morphologische Entwickelung beherrscht, so ist es bei den Wirbelthieren (dorso-axialer Typus) das obere Keimblatt, welches in seiner fundamentalen Anlage des Centralnervensystems im allgemeinen und im besonderen die Höhe

* Wenn dies auf die Amnioten nicht ohne weiteres anwendbar ist, so wissen wir doch, dass die Embryonalanlage nur mit ihrem Schwanzende den Rand der Keimscheibe erreicht, mit dem Kopfende aber von ihm weit absteht, sodass der Schluss dieses Randes unter dem Nahrungsdotter dem After immer näher liegen muss als dem Munde.

jener Entwickelung bestimmt, wie ich es vielfach nachgewiesen habe, für den Kopf in seinen einzelnen Theilen (Kiefer, Kiemen, Herz), für die Brust und ihre Eingeweide u. s. w. Daher ist der Gegensatz von Bauch und Rücken der Wirbelthiere erst mit jener dorso-axialen Anlage bezeichnet, während bei den Würmern und Arthropoden die schon ursprünglich bestimmte orale Seite der Gastrula sich in die ventrale des entwickelten Thieres verwandelt.

Bevor ich diese vielleicht schon ermüdenden Vergleiche verlasse, sei noch kurz der Wirkungen einer geringen Ungleichtheiligkeit der bisher als gleichtheilig behandelten zweiten Kreuzaxe des Eies gedacht. Diese Abänderung kann nach allen voranstehenden Betrachtungen ein gewisses niederes Mass nicht überschreiten, wenn die typische Entwickelung überhaupt nicht beeinträchtigt und endlich ganz aufgelöst werden soll. Ihre Wirkungen treten daher nur sekundär und relativ spät ein, sodass der bereits festgestellte Typus dadurch keine wesentliche Abänderung erleidet, obgleich sie für gewisse beschränktere Entwickelungsvorgänge von grösster Bedeutung sind. Deutlich erscheint eine solche Wirkung erst bei den Echinodermen in der erwähnten Rückbildung der einen lateralen Darmaussackung, wodurch die andere allein die Anlage des Wassergefässsystems liefert und die radiäre Anordnung der meisten oder selbst aller Körpertheile hervorruft. Bei den Mollusken mag die spirale Aufwindung daher rühren; und wenn sich ganz allgemein die Ursachen der gesetzmässigen Asymmetrie des Situs viscerum darauf zurückführen liessen, so brauche ich die Bedeutung dieser Formdifferenz für die Bildung gewisser Organe, Gefässe u. s. w. nicht weiter zu erörtern (vgl. S. 750. 799). An dieser Stelle habe ich sie nur erwähnt, um zu zeigen, dass in den uns vorliegenden Typen des gesammten Thierreichs alle im Eie möglichen wirksamen Formursachen erschöpft sind.

Die voranstehenden Betrachtungen beziehen sich allerdings nur auf die Hauptformen des Thierreichs, und behandeln ferner nur die grundlegenden Erscheinungen ihrer individuellen Entwickelung; doch halte ich sie für genügend, um mit Rücksicht auf meine eingehenden Untersuchungen an Wirbelthieren auch für die weitere Entwickelung der übrigen Thiere die allgemeine Auffassung geltend zu machen, dass die ganze morphologische Entwickelung in mechanischen Formleistungen verlaufe, welche in ununterbrochenen Kausalzusammenhang von jenen ersten einfachsten Formbedingungen der im Eie eingeleiteten protoplasmatischen Bewegungen ausgehen, durch gegenseitige Anpassung und Bewirkung sich fortlaufend gliedern und am Ende

dieser Entwickelung in den lokal geschaffenen Formbeziehungen der embryonalen Körpertheile die einzigen unmittelbaren Ursachen der Gewebssonderung darstellen. Von diesem Gesichtspunkte aus rechtfertigt sich die Beschränkung auf die bisher betrachteten primären Formverhältnisse, da in ihnen die wesentlichen Grundlagen des Gemeinsamen und Verschiedenen in der späteren Entwickelung hinlänglich angedeutet sind. Gemeinsam für die Ontogenese aller Thiere ist die Natur der im jeweiligen Ausgangspunkte (Ei) vorhandenen Ursachen der Entwickelung und die Art ihres Zusammenwirkens, verschieden lediglich das Mass derselben; die einzig denkbaren qualitativen Unterschiede, nämlich diejenigen der stofflichen Zusammensetzung, kommen zunächst in qualitativ verschiedenen Wirkungen nicht zum Ausdruck, können daher nur jenes Mass der gleichartigen Vorgänge beeinflussen, also füglich unbeachtet bleiben, solange es sich in erster Linie um diese Vorgänge selbst handelt. An jenem Ausgangspunkte der individuellen Entwickelung aller Thiere finden wir nun gerade so wie ich es zuerst bei den Wirbelthieren nachwies, eine unorganisirte, relativ homogene Masse, welche an sich ohne Leben, ein gewisses Quantum von Spannkräften enthält, deren Lösung die an der ganzen Masse sich vollziehenden Formbildungen unterhält und in denselben ein individuelles Leben neu entstehen lässt. Das Formgesetz, welches in den bestimmten Formleistungen dieser aktiven Bildungsursachen sich ausspricht, ist überall auf die denkbar einfachste gesetzmässige Form im Anfange der Entwickelung zurückzuführen, auf die Kugel, welche die radiäre Anordnung der Elementaraktionen bedingt. Jedes Heraustreten aus diesen indifferentesten gesetzmässigen Formverhältnissen ist daher an die Abänderung der Bewegungsradien geknüpft, welche durch die Extreme in den drei Hauptdurchmessern oder -axen bemessen wird. Im allgemeinen darf man annehmen, dass diese dreierlei Formdifferenzen in allen Eiern, nur in sehr verschiedenem Masse angelegt sind, sodass die weniger ausgebildeten nicht zu wirksamem Ausdrucke kommen. Da gleiche Axen indifferent bleiben*, so muss bei eingetretener Wirkung stets eine axiale Formdifferenz überwiegen, an welche sich eventuell die anderen anschliessen; die verschiedenen Kombinationen dieser ineinandergreifenden Formdifferenzen ergeben alsdann in der beschriebenen Weise die

* Sind sie gleichtheilig, so ist die Indifferenz selbstverständlich; sind sie ungleichtheilig, so wird die in der Mitte zwischen ihnen liegende Axe als differentere allein zur Wirksamkeit gelangen.

verschiedenen Grundformen*, wobei ich nur hervorheben will, dass im allgemeinen (aber durchaus nicht regelmässig) die Formdifferenzen in allen drei Axen sich gemeinsam steigern, und daher auch die Steigerung der ganzen Organisation von einer Grundform zur andern fortschreitet. Die Verschiedenheit der letzteren lässt sich also sowohl im ganzen Thierreiche wie in den einzelnen grösseren Abtheilungen desselben auf eine Reihe verschiedener Grade in der Formdifferenzirung der radiären protoplasmatischen Strömung zurückführen, welche den allen Thieren gemeinsamen Ausgangspunkt ihrer individuellen Entwickelung bildet; und nothwendig knüpft sich an diesen Schluss die Frage, ob wir in jener allmählich fortschreitenden Gliederung einen thatsächlichen Entwickelungsverlauf vor uns haben und wie eventuell der Zusammenhang der Glieder sich gestalte. Ich komme damit zur Kritik der Descendenztheorie, zu welcher ich mich an dieser Stelle desshalb veranlasst fühle, weil HAECKEL bekanntlich behauptet, dass die Phylogenese die eigentliche mechanische Ursache der Ontogenese (Nr. 163 S. 7), und folglich die letztere nur aus der ersteren zu erklären sei. „Die Descendenz-Theorie ist die wissenschaftliche Begründung der gesammten Entwickelungsgeschichte durch das allgemeine Kausalgesetz“. „Ohne die Abstammungslehre ist die Morphogenie nur eine empirische Sammlung von Thatsachen, welche erst in den von der ersteren enthüllten wirkenden Ursachen ihre Erklärung finden“ (Nr. 100 II S. 149). Ich glaube nun allerdings in diesem ganzen Buche bis zu dieser Stelle den Beweis geliefert zu haben, dass die Ontogenese in ununterbrochenem ursächlichen Zusammenhange auf den allereinfachsten nicht lebenden Ausgangspunkt sich zurückführen lasse, ohne dass die Phylogenie auch nur erwähnt zu werden brauchte; ich glaube ferner darin nicht zu viel behauptet zu haben, dass sich bei HAECKEL nicht nur keine einzige thatsächliche Bezeichnung irgend eines

---

* Ich brauche hier nur kurz zu bemerken, dass meine Auffassung der genetischen Grundformen der Thiere mit der Promorphologie HAECKEL's nicht im geringsten zusammenfällt. Die letztere sucht die Gestalten aller organischen Erscheinungen durch Beziehung auf eine ihnen zu Grunde liegende stereometrische Form in anschaulicher Weise dem Gedächtniss einzuprägen (Nr. 100 I S. 377 u. flg.). Natürlich werden dabei die heterogensten Dinge zusammengestellt, Pflanzen und Thiere, ganze Organismen und einzelne Körpertheile, Organsysteme und Gewebselemente; dass aber auch die „Promorphen“ der ganzen Thiere sich nicht mit deren genetischen Grundformen decken, ergibt sich aus folgenden Zusammenstellungen gleicher Promorphen: Rugosa, Anneliden, Nemertinen u. s. w. — Wirbelthiere, Arthropoden, Mollusken, Echinodermenlarven, Siphonophoren (a. a. O. S. 515. 521), wobei namentlich im zweiten Falle Metazoen von allen genetischen Grundformen als Eudipleura vereinigt werden.

ontogenetischen Kausalzusammenhangs, sondern im Gegentheil als Ausgangspunkt jeder Ontogenese eine empirisch weder begründbare noch fassbare Ursache (Bildungstrieb des Plasmas) angegeben findet, sodass damit der natürliche Kausalzusammenhang zwischen Onto- und Phylogenese bereits negirt ist. Dennoch wäre es möglich, dass manchem Leser dieses Buches die insbesondere von HAECKEL systematisch ausgearbeitete DARWIN'sche Descendenztheorie so unanfechtbar erschiene, dass dadurch meine Darstellung an Glaubwürdigkeit einbüsste; dies veranlasst die folgenden Bemerkungen.

Die Nothwendigkeit der Descendenztheorie finde ich nirgends anders motivirt, als dadurch, dass im Falle ihrer Verneinung nur die Annahme einer übernatürlichen Schöpfung aller Thierformen im fertigen Zustande übrig bliebe. Dieses Dilemma existirt für denjenigen nicht mehr, wer HAECKEL's Theorie von der autogonen Entstehung der ersten Organismen sich zu eigen macht. Danach entstanden dieselben wie Krystalle, indem die Moleküle anorganischer Stoffe sich unmittelbar zu fertigen Moneren verbanden, welche lediglich vermöge ihrer chemischen Konstitution in form- und strukturlosem Zustande Leben und Entwickelungsfähigkeit besassen (vgl. S. 583—589, Nr. 100 I S. 164. 165. 182. 190). Nun betrachtet aber HAECKEL die reifen Eier aller Thiere als ebensolche Bildungen (Monerulae), deren Bildungskraft ebenfalls nur in ihrer besonderen chemischen Zusammensetzung beruhe (Nr. 100 II S. 174). Dann muss aber konsequenterweise die Möglichkeit eingeräumt werden, dass solche Eistoffe ebenso gut wie das Protoplasma der Moneren autogon entstanden und vermöge der ihnen adhärenten Bildungskraft sich unmittelbar zu den verschiedensten Thieren entwickelten*. Meine Auffassung der individuellen Entwickelung nöthigt aber allerdings unbedingt zu der Annahme, dass jeder etwas weiter differenzirte thierische Organismus sowie jedes solche Ei durch eine kontinuirliche Generationsreihe von allereinfachsten ersten Lebewesen abstammen, und dass wahrscheinlich ganz im allgemeinen die Reihe der dabei durchlaufenen verschiedenen Formstufen um so länger sei, je differenter die individuelle Entwickelungshöhe des betrachteten

* Die besonderen Eihüllen werden von HAECKEL bei der Erklärung der Entwickelungsfähigkeit der Eier (a. a. O.) nicht erwähnt und beachtet, sie können daher auch die genannte Schlussfolgerung nicht stören. Uebrigens gibt es bekanntlich auch unter den Metazoen nackte Eibildungen, sowie auch eine einfache Dotterhaut als Absonderung der Dotterkugel für die Autogonie keine Schwierigkeiten bieten könnte.

Organismus sich herausstellt. Nachdem ich auseinandergesetzt, dass ein wirkliches Leben ohne ein Formgesetz undenkbar, dieses aber keinesfalls eine Eigenschaft der Stoffmoleküle an sich ist (S. 583 u. flg.), so kann ich selbstverständlich die Hypothese HAECKEL's von der Autogonie der ersten Organismen nicht billigen. Auch die Krystallisation der Anorgane setzt bereits die fertigen Moleküle des betreffenden Stoffes voraus, welche durch den Krystallisationsprocess nicht erst geschaffen, sondern in neue Lagebeziehungen zu einander gebracht werden; wie viel mehr muss bei der Entstehung der ersten Organismen ein bereits fertiges und zusammenhängendes organisches Substrat vorausgesetzt werden, da die Organisation desselben nicht der unmittelbare Effekt irgend einer physikalischen Wirkung, sondern erst die Folge einer wenn auch noch so kurzen Entwickelung sein kann. Denken wir uns nämlich einen Theil eines nichtorganisirten protoplasmatischen Stoffes, welcher selbst erst durch eine Reihe von Umbildungen entstanden sein mag, von der übrigen Masse abgelöst und darauf unter dem Einflusse des umgebenden Mediums kugelig kontrahirt, dadurch also in eine gesetzmässige Form gebracht, so wären damit im besten Falle erst die Bedingungen angelegt, unter denen die früheren Wechselwirkungen des Stoffes mit seiner Umgebung sich gegenseitig so anpassen können, dass ihre einheitlichen Wirkungen sich allmählich zu der physiologischen Leistung der Ernährung steigern, welche erst die durch Reize ausgelösten Kontraktionen des ganzen Körpers fortdauernd unterhält und so in individuelle oder Lebensbewegungen verwandelt. Eine solche in Folge einer wirksamen Formbildung eingeleitete und allmählich sich vollziehende Herstellung eines individuellen Lebens fällt aber mit dem Begriff der individuellen Entwickelung zusammen. So konnten also nach meiner Ansicht auch die ersten Organismen nur auf ontogenetischem Wege aus bereits vorgebildeten organischen Stoffen entstehen. Sie konnten aber auch nur eine relativ einfachste Organisation besitzen, mochte dieselbe auch in den einzelnen Individuen bereits innerhalb gewisser Grenzen verschieden sein; denn schon unter den Protozoen sehen wir die Eibildung und -entwickelung an gewisse Bedingungen geknüpft, welche bei den einfachen Wechselwirkungen eines unorganisirten Stoffes mit seiner natürlichen Umgebung nothwendig fehlen, so z. B. die Herstellung und den Aufenthalt des Eies im Mutterthier bei den Infusorien. Dies erfordert die Annahme, dass diese Thiere irgend einmal aus anderen hervorgingen, deren individuelle Entstehung nicht an jene Bedingung geknüpft war, d. h. ausserhalb des Zeugungsthieres verlief, also auch nothwendig

einen anderen Verlauf hatte; die Vorfahren der Infusorien mussten anders gebildet gewesen sein. Selbstverständlich müssen solche Schlussfolgerungen noch in viel höherem Masse für die Metazoen Platz greifen. Und da die relativ niedersten Protozoen eine Form der individuellen Entwickelung zeigen, welche dem vermuthlichen Vorgange der ersten Entstehung von Organismen am nächsten steht, so folgt daraus, dass alle über den Protozoen stehenden Thiere von niedersten Organismen abstammen müssen, welche jenen sehr ähnlich waren; und da ferner die einzelne Fortpflanzung die schon bestehende Form der Eltern in den Nachkommen im allgemeinen wiederholt (Vererbung), so wird, je komplicirter die Formbedingungen einer bestimmten Eibildung und -entwickelung erscheinen, eine um so grössere Reihe verschiedener von den Vorfahren durchlaufener Formen wahrscheinlich, von denen jede einen neuen Beitrag zur Herstellung jenes Komplexes von Formbedingungen und somit der daraus folgenden Organisation lieferte. Im allgemeinen wird also jede solche zusammenhängende Formenreihe einen Fortschritt von niederen zu höheren Formstufen darstellen.

Damit wäre zunächst nur die Nothwendigkeit der Annahme der Descendenztheorie überhaupt erwiesen. Wie steht es aber mit dem Kausalzusammenhange der von ihr geforderten phylogenetischen Entwickelungsreihen, was bewirkt die Abänderung der Stammformen und dann die relative Erhaltung der veränderten Form? — Die Antwort, welche Darwin darauf gegeben hat, wird wie mir scheint noch immer falsch beurtheilt. Dass naturgemässe Veränderlichkeit und die Erblichkeit in ihrer Wechselwirkung der fortschreitenden Formbildung der Generationsreihen zu Grunde lägen, war am Ende schon für den ersten Begründer der Descendenztheorie, Lamarck, selbstverständlich; und wenn Haeckel hervorhebt, dass das eigenste besondere Verdienst Darwin's in der Fassung der Selektionstheorie, der natürlichen Zuchtwahl bereits vorhandener Formen im Kampfe ums Dasein, beruhe (Nr. 100 II S. 166), so ist es mindestens inkonsequent, wenn Haeckel auf der folgenden Seite ausspricht: „Der Grundgedanke von Darwin's Selektions-Theorie liegt in der Wechselwirkung zweier physiologischen Functionen“, nämlich der Vererbung und Anpassung. Denn die natürliche Zuchtwahl im Kampfe ums Dasein kann lediglich von den bereits vorhandenen Formen einige ganz ausschliessen, andere erhalten und daher eine einschränkende Bedingung für die Formumbildung der folgenden Generationen werden, gerade so wie daneben die Isolirung nach Wagner's Migrationstheorie und vielleicht noch andere be-

stimmter zu sondernde äussere Beziehungen des thierischen Lebens. Indem aber so die natürliche Zuchtwahl bloss von der Verschiedenheit abhängig, wie sich gleiche oder ungleiche Formen zu verschiedenen oder denselben äusseren Lebensbedingungen verhalten, nur unter gewissen Umständen die aus Veränderlichkeit und Erblichkeit hervorgegangenen formbildenden Wirkungen sekundär trifft, kann sie uns weder die mechanischen Ursachen der letzteren aufdecken, noch gar enthalten, ihre Lehre daher nicht im geringsten zur „unerschütterlichen mechanischen Basis der Descendenztheorie“ werden, wie Haeckel meint (a. a. O.). Die Selektionstheorie ist vielmehr nur zulässig unter der Voraussetzung, dass die Descendenzlehre bereits vollkommen gesichert ist. Die jener entgegengesetzten Auffassung zu Grunde liegende Verwechselung wird dadurch verständlich, dass man bisher, wie ich weiter unten zeigen werde, irrthümlicherweise die Ursachen der erblichen Veränderungen und diejenigen der natürlichen Zuchtwahl gleicherweise in den äusseren Lebensbedingungen der Thiere suchte, also identificirte. Dies that bereits Darwin, aber erst Haeckel hat es mit aller wünschenswerthen Klarheit auseinandergesetzt, sodass ich meine Kritik auch vorzugsweise gegen sein fertiges System richte. Ehe ich daran gehe, sei im voraus bemerkt, dass ich dadurch, dass auch Darwin ein Irrthum nachgewiesen wird, seine grossen Verdienste nicht wesentlich geschmälert, sondern nur in einer anderen Richtung sehe als in der „mechanischen Begründung“ der gesammten Descendenztheorie. Ob der Beweis für die letztere im einzelnen richtig, ob eine thatsächliche und ausreichende Erklärung derselben überhaupt gegeben ist oder nicht, tritt gegen die Thatsache zurück, dass er es verstanden hat, uns die Wahrheit jener Hypothese durch ihre Brauchbarkeit mit überwältigender Macht zum Bewusstsein zu bringen, uns zu einer instinktiven Anerkennung derselben zu zwingen. Seiner Selektionstheorie an sich kann dagegen nur die sekundäre Bedeutung zukommen, zu zeigen, wie die aus der Descendenztheorie abzuleitenden Folgen sich in der Gesammtökonomie der Natur gestalten, und zwar in wechselnder Weise je nach den aufeinanderfolgenden oder nebeneinander gesonderten Bedingungen jener Oekonomie. Daher ist jene Bedeutung auch nur eine relative; indem wir die natürliche Zuchtwahl an einem Ort und zu einer Zeit eine Form erhalten sehen, welche sie an anderen Orten und zu einer anderen Zeit vernichtet, werden wir sie nur für den jeweiligen Bestand der organischen Formenwelt verantwortlich machen können, nicht für die Entstehung der Formen überhaupt. Die Täuschung, als ob die letztere

wirklich von der natürlichen Zuchtwahl geleitet werde, entspringt eben aus der Verwechselung der Begriffe der Formbildung am einzelnen Individuum und der Artbildung oder des praktischen Resultats der im Kampfe ums Dasein einander gegenübergestellten Formen, welches Resultat zudem ganz subjektiv auf einer früheren oder späteren Stufe bestimmt wird, während jener nie rastende Kampf und die daran geknüpfte Zuchtwahl endgiltige Resultate nicht kennen. Die bestimmte individuelle Formbildung und der willkürliche, schwankende, nur aus einer Mehrheit von Individuen und Generationen zu abstrahirende Artbegriff sind eben zwei verschiedene Dinge, die sich nicht im mindesten decken, sodass die erstere ebenso gut eine vorübergehende Erscheinung sein oder vererbt und in den Nachkommen weiter ausgebildet eine wirkliche Art bilden kann. Daraus geht aber klar hervor, dass die Entstehung der Arten gar nicht unmittelbar oder ausschliesslich in der individuellen Formbildung begründet ist, sondern dass die letztere gleichsam nur das Material liefert, womit die Artenbildung unter den Bedingungen der Gesammtökonomie der Natur operirt; und wenn dieser letztere Vorgang in DARWIN's Selektionstheorie eine ganz ausgezeichnete Darstellung fand, so kann ich dies von der Begründung der Descendenztheorie durch denselben Naturforscher nicht behaupten. Er selbst hat auch jene kausale Begründung durchaus nicht in den Vordergrund seiner ganzen Beweisführung gestellt; dies geschah jedoch durch seinen beredtesten Anhänger, durch HAECKEL, dessen übersichtliche und bestimmte Darstellung ebenso sehr für sich gewinnen mag, als sie anderseits die Kritik erleichtert.

Die Anpassung und die Vererbung sind nach HAECKEL zwei allgemeine physiologische Funktionen, von denen die eine die Form des sich anpassenden Individuums verändert, die andere sie auf die Nachkommen überträgt und bis zum Eintritt neuer Veränderungen erhält. Dies seien die einzigen „mechanischen Ursachen der Morphogenesis“ (Nr. 100 II S. 9. 223). — Indem HAECKEL selbst die Anpassung unterscheidet, je nachdem sie selbstständige Individuen oder den Keim im mütterlichen Organismus betrifft, so ist die Bezeichnung der Anpassung als individueller physiologischer Funktion nur unter der Voraussetzung allgemein statthaft, dass der Keim, das Ei, als selbstständiger Organismus und lebendes Individuum betrachtet wird. Da ich diese Auffassung mehrfach widerlegt habe, so kann ich die durch das Mutterthier hervorgerufenen Veränderungen des Eies während seiner Entstehung nicht als eigene physiologische Anpassung desselben, sondern nur als mechanische Wirkung seiner

Umgebung ansehen, welche zudem gar nicht immer unmittelbar durch physiologische Akte des Zeugungsthiers hervorgerufen wird, da bei den Protozoen der Tod des letzteren der Eibildung vorausgeht. Von diesen Veränderungen des sich bildenden Eies, welche nach meiner Ansicht unter allen Umständen sich im Wesen gleich bleiben, nennt HAECKEL diejenigen, deren spätere Wirkung einer vorangehenden Veränderung des Zeugungsthieres entspricht, Vererbungserscheinungen; die anderen oder die „indirekten Anpassungen", wobei die Ernährung des Zeugungsthiers nur den Keim, nicht es selbst abändere, seien überhaupt nicht sicher zu beweisen, sodass ihre Existenz nur dadurch begründet werden könne, dass eigentlich niemand daran zweifle (Nr. 100 II S. 203. 207. 208). Unter solchen Umständen muss man wohl annehmen, dass HAECKEL bei seinen weiteren Folgerungen jene angeblich unerwiesenen Vorgänge unberücksichtigt gelassen und bloss die empirisch festgestellten, direkten physiologischen Anpassungen im Auge gehabt habe. Die auf solche Weise vom Individuum erworbenen Veränderungen würden nun — ob ausnahmslos oder nicht, bleibt sich im vorliegenden Falle gleich — mit der gesammten angeborenen Organisation auf die Nachkommen vererbt. — Von der Vererbung behauptet HAECKEL, dass sie eine physiologische Funktion der organischen Individuen sei, welche sich in der Thatsache äussere, dass dieselben bei ihrer Fortpflanzung ihnen ähnliche Individuen erzeugten; und die Ursache der ihr zu Grunde liegenden „Kraft" oder der Erblichkeit sei lediglich „die partielle Identität der specifisch-konstituirten Materie im elterlichen und im kindlichen Organismus, die Theilung dieser Materie bei der Fortpflanzung" (Nr. 100 II S. 170. 171). Wir erfahren hier allerdings, was die Aeusserungen und Ursachen der Vererbung sind, aber durchaus nicht, worin nun der betreffende physiologische Vorgang bestehe, der Vererbung heisst. Vergegenwärtigen wir uns den ganzen Vorgang der Fortpflanzung, die Bildung, Ablösung, Befruchtung des Eies, so wird wohl keiner dieser Akte Vererbung genannt werden können; die Vererbungsfunktion könnte also bloss in einem bisher nicht entdeckten Vorgange neben den genannten empirischen Erscheinungsreihen bestehen. Dagegen stellt es die einfachste Ueberlegung fest, dass das einzige Bestimmte und Thatsächliche, was wir mit dem Worte „Vererbung" unzweifelhaft bezeichnen, ein Verhältniss ist, nämlich die Relation der Gleichheit zwischen Zeugungsthier und Nachkommen. Es kann also die Vererbung in diesem Sinne natürlich nicht die mechanische Ursache dessen sein, was sie selbst bezeichnet, nämlich des Wiedererscheinens der elterlichen

Form in den Nachkommen. Und Haeckel selbst liefert uns den Beweis, dass er in der That diese Erscheinung mit den ihr zu Grunde liegenden Vorgängen verwechselt und in Folge dessen zu einer angeblichen Funktion gestempelt hat, mit welcher fernerhin als mechanischer Ursache operirt wird. Setzen wir nämlich die Richtigkeit der Behauptung voraus, dass die Erblichkeit, welche sich mit dem „inneren Bildungstriebe“ oder der „unmittelbaren Wirkung des Stoffes der Organismen“ decke, nur in jener Identität des Stoffes des Zeugungsthiers und seiner Zeugungsprodukte begründet sei (Nr. 100 I S. 155, II S. 171), so ergibt sich daraus, dass diese Identität auch schon den gleichen Bildungstrieb in beiden Theilen involvirt, also das Verhältniss der Gleichheit in der Bildung der Eltern und Nachkommen zur Folge haben muss. Da nun bei Haeckel als diese nothwendige Folge die „Vererbungsfunktion“ erscheint, so erhellt, dass nach seinen eigenen Worten diese angebliche Funktion sich mit der Vererbung als Relation deckt. — Ist nun auf diese Weise die Vererbung als mechanische Ursache eliminirt, so bleibt noch die eben erwähnte kausale Begründung der als Relation erkannten Erscheinung zu untersuchen übrig. Jene von Haeckel als die fragliche Ursache angeführte Identität des Stoffes des Zeugungsthiers und seiner Zeugungsprodukte ist nach allen angezogenen Vergleichen, mit Rücksicht auf die handgreiflichen Thatsachen und daraus sich ergebenden Folgen grundfalsch (vgl. Nr. 100 II S. 174). Mag die Theilung lebender Organismen auf einem Wachsthum des gleichen stofflichen Substrats beruhen, so besagt dies eben nichts für die Eibildung, welche als Herstellung einer unorganisirten Dottermasse mit jenen Theilungen nichts gemein hat und am wenigsten aus solchen hervorging. Die Behauptung, dass die Gesammtheit der verschiedensten Stoffe des mütterlichen Organismus dem „homogenen“ Eistoffe gleich sei, und dass daher dieselben Kräfte und Formen an beiden „haften“, kann im ersten Theil nur Sinn haben, wenn man überhaupt alle materiellen Differenzen der protoplasmatischen Substanzen leugnet; der zweite Theil ist aber ein so krasser Ausdruck jener schon mehrfach widerlegten Auffassung, dass Leben und Formbildung inhärente Eigenschaften des Plasmas seien, dass ich nur auf Früheres hinzuweisen brauche (S. 589).

Das Ergebniss unserer Untersuchung ist, dass Haeckel weder eine klare Vorstellung vom Begriffe der Vererbung hat, noch diese Erscheinung irgendwie zu erklären vermag. Sehen wir uns zuletzt noch den Zusammenhang an, in den er Vererbung und Anpassung zu bringen sucht, um dadurch die gesammte

Descendenztheorie kausal zu begründen. Ich zeigte, dass für HAECKEL zunächst nur die direkten physiologischen Anpassungsvorgänge bei der Vererbung in Betracht kommen können; und in der That sind auch die von HAECKEL erdachten Beispiele nur auf solche Vorgänge bezogen, wie z. B. die Abänderung der Planaea in eine Gastraea durch einseitige Nahrungsaufnahme, der Gastraea in einen Protascus (Strahltypus) und eine Prothelmis (Wurmtypus) durch festsitzende und kriechende Lebensweise erklärt wird (Nr. 158 S. 393. 401. 402). Die Vererbung solcher direkten Anpassungen oder im individuellen Leben erworbener Veränderungen wird nach DARWIN's Vorgange allerdings behauptet, und zwar sowohl für normale als pathologische, psychische, histiologische und morphologische Verhältnisse. Natürlich kann ich mich hier auf eine Kritik aller angeführten Fälle nicht einlassen; die psychischen Zustände kann ich zudem ganz übergehen, da ihr Kausalzusammenhang noch gar nicht diskutabel ist und sie für die hier zunächst in Betracht kommende Umbildung der Körperformen ohne Bedeutung sind. Die in den Nachkommen wiederholten histiologischen Veränderungen, namentlich des Integuments und seiner Erzeugnisse, sind von DARWIN selbst in vielen Fällen auf eine an den Nachkommen wiederholte gleiche Anpassung an Klima, Lebensweise u. s. w. zurückgeführt worden, und bezüglich der pathologischen Veränderungen ist es klar, dass so oft ein Krankheitsstoff vorhanden ist, welcher direkt auf die Zeugungsprodukte übertragen werden kann, er ganz unabhängig von den Veränderungen des Zeugungsindividuums in den Nachkommen wirkt, gerade so als wenn er in einen vom Mutterthier abgelösten Keim eindränge. Können wir uns aber rühmen, die Anwesenheit eines solchen Krankheitsstoffes oder etwa eines unmerklichen Organisationsfehlers, dessen Folgen nur scheinbar als erworbene sich vererbten, in allen zweifelhaften Fällen ausschliessen zu können? Es bleiben also die nachweislich erworbenen morphologischen Veränderungen übrig, welche angeblich erblich würden; von einem Beweise dieser Behauptung habe ich aber nicht gehört. Man verweist z. B. auf die abgeänderten Hausthiere; wer hat es aber beobachtet, dass die jeweilige erste Veränderung nicht angeboren war, oder dass nicht ein Theil der Unterschiede für jeden einzelnen Fall eben durch die äusseren Einflüsse hervorgerufen wird, gerade so wie bei den erwähnten nicht vererbten sondern immer neu erzeugten histiologischen Veränderungen? Wer kann überhaupt behaupten, dass irgend eine Veränderung im späteren Leben, deren äussere Verursachung nicht unmittelbar beobachtet wurde, dennoch erworben sei und ihre Vererbung für

das von mir bestrittene Verhältniss zeuge? Gegenüber allen solchen mindestens zweifelhaften Fällen der Vererbung direkt erworbener Veränderungen wird uns das gerade Gegentheil täglich vor Augen geführt; ja wir wissen, dass durch lange Zeiträume systematisch fortgesetzte künstliche Abänderungen des Körpers, auch wo sie zweckmässig erscheinen, nicht erblich wurden. Ich erinnere an die im zartesten Alter begonnene Verunstaltung des Kopfes verschiedener uncivilisirter Volksstämme, an die Füsse der Chinesen, an die verschiedenen Arten der Beschneidung u. s. w. Natürlich entscheidet dies die fragliche Angelegenheit nicht, und ich habe zunächst nur hervorheben wollen, dass die gemeine Erfahrung nicht für, sondern gegen die Vererbung erworbener Veränderungen spricht. Wollen wir aber die innere Wahrscheinlichkeit dieser Hypothese prüfen, so kann offenbar nur eine genaue Kenntniss der individuellen Entwickelung uns darüber Aufschluss geben, und zwar nicht in ihren äusseren Erscheinungen, sondern lediglich durch die logisch erworbenen Vorstellungen von ihrem thatsächlichen Kausalzusammenhange.

Ich habe bei einer eingehenden Untersuchung und Betrachtung der individuellen Entwickelung gefunden, dass die gesammte Organisation des fertigen Thiers sich auf zweierlei ursprüngliche Kausalmomente des reifen und eventuell befruchteten Eies zurückführen lasse: die Zusammensetzung der Dottersubstanz und die Formbedingungen, welche ihre unter der Wechselwirkung mit der Aussenwelt hervorgerufenen Elementaraktionen regeln. Der Einfluss des Zeugungsthieres auf die spätere Entwickelung des Eies ist also auch auf die Bildung des an sich einer Formbildung unfähigen Dotterstoffes und auf die Anlage seiner Formbedingungen beschränkt. Soll nun eine beliebige erworbene Veränderung des mütterlichen Organismus vererbungsfähig sein, so erfordert dies die Annahme, 1. dass jeder, auch der kleinste Körpertheil unmittelbar und in bestimmtester, in ihrem Wesen nie abgeänderter Weise auf jedes einzelne Zeugungsprodukt, z. B. jedes Ei wirke, 2. dass jede dieser Wirkungen vollständig für sich gesondert sowohl die Dotterbildung wie die Herstellung aller Formbedingungen beeinflusse, 3. dass diese Wirkungen stets und ausschliesslich diejenigen Punkte treffen, welche massgebend sind für die dem Ausgangspunkte der Wirkung ähnlichen Entwickelungserfolge. Verlässt uns schon beim ersten Punkte jede empirische Vorstellung, so verlangen die zwei anderen geradezu die Annahme übernatürlicher, teleologischer Kräfte. Denn wie soll man sich die unmittelbare natürliche Wirkung eines vom Geschlechtsorgan entfernten Körpertheils, z. B.

eines Knochens, eines Nagels, auf die Bildung jedes Follikels, der Dottersubstanz und der Dotterhaut, des Keimbläschens mit seinen nothwendigen Lageveränderungen, ferner aber auch in durchaus zusammenstimmender Weise auf die etwaigen Dotter- und Eihüllendrüsen u. s. w. denken? Wie hat man sich vorzustellen, dass das alles in vollständiger unabänderlicher Harmonie mit allen übrigen Körpertheilen geschehe, welche für ihre streng gesonderte Vererbungsthätigkeit dennoch gemeinsam dieselben Objekte haben? Was sagt endlich die naturwissenschaftliche Logik dazu, dass die Endglieder jener wunderbaren Ketten heterogenster Ursachen und Wirkungen stets wieder zur Beschaffenheit der Anfangsglieder zurückkehren? Und alle diese Annahmen wären erforderlich, um etwas zu erklären, was in keinem einzigen Falle thatsächlich erwiesen ist, aber von unzähligen anderen Thatsachen widerlegt wird und zudem, wie ich noch zeigen werde (S. 900), für die Descendenztheorie nicht den geringsten Werth hat, da die einzigen für die letztere in Frage kommenden Formbildungen überhaupt nicht erworben werden können. Wenn die Wahrheit der Descendenztheorie wirklich von jenen Hypothesen abhinge, so wäre sie damit eben gerichtet. Darwin selbst, welcher seine Theorie nicht aus der Entwickelungsgeschichte schöpfte, sondern aus dieser erst nachträglich gewisse Belege für die erstere suchte, verfuhr ganz konsequent, indem er der eben bezeichneten, nach der vorausgesetzten Vererbungshypothese nothwendigen Vorstellung vom kausalen Zusammenhange des mütterlichen Organismus mit dem Zeugungsprodukte in der Hypothese der „Pangenesis“ offenen Ausdruck verlieh, und zwar weil er schon vorher zur Ueberzeugung gelangt war, dass die einzelnen Erscheinungen eines Entwickelungsverlaufs unabhängig voneinander entständen (Nr. 170 II S. 483. 491). Ich brauche am Ende dieses Buches jene Ueberzeugung, welche den Kausalzusammenhang der Entwickelung einfach negirt, ebenso wenig wie die Hypothese der Pangenesis mit allen ihren Voraussetzungen und Folgerungen zu widerlegen; ich bemerke bloss, dass die Annahme der Vererbung erworbener Veränderungen, sowie überhaupt irgend einer wirklichen Uebertragung der im elterlichen Organismus vorhandenen Stoffkombinationen und Formzusammenhänge auf die Zeugungsprodukte in jedem Falle nothwendig zu einer Erklärung führt, welche ihrem Wesen nach mit der Darwin'schen Pangenesis übereinstimmt.

Die beiden angeblichen physiologischen oder mechanischen Ursachen der in der Generationsreihe fortschreitenden Formbildung oder der Phylogenese, die Vererbung und die Anpassung, haben sich als ungenügend erwiesen, die

verlangte Erklärung zu leisten. Die Vererbung erklärt nichts, sondern ist nur ein Ausdruck für eine Thatsache, welche selbst erklärungsbedürftig bleibt; soll dieses Wort mehr bedeuten, nämlich was man offenbar bei seiner Einführung im vorliegenden übertragenen Sinne annahm und noch immer annimmt, einen Vorgang, durch welchen Eigenschaften des Zeugungsthiers in irgend einer Weise thatsächlich auf die Nachkommen übertragen werden, so ist man zu unhaltbaren, unempirischen Schlussfolgerungen gezwungen. Damit ist auch die Vererbungsfähigkeit erworbener Veränderungen der Organisation, also gerade die physiologische Anpassung lebender Individuen an äussere Einflüsse von der Begründung der Phylogenese ausgeschlossen. Dagegen halte ich meine Auffassung von dem Kausalzusammenhange der individuellen Entwickelung für geeignet, die noch ausstehende Erklärung der Phylogenese zu geben. — Das Formgesetz der individuellen Entwickelung enthält die Ursachen für die Bildung aller Körpertheile, also auch der Geschlechtsprodukte sogut wie anderer Organe und Gewebe; das Zeugungsthier verhält sich daher zu den ersteren im allgemeinen nicht anders als zu jedem anderen Körpertheile, indem ihre gegenseitige physiologische Anpassung lediglich der Inhalt der in der morphologischen Entwickelung begründeten Individualität des Ganzen ist (S. 575. 595. 596). Bei der Frage nach dem Grunde der Vererbung kann es sich also nicht um ein besonderes Verhältniss des fertigen Zeugungsthiers und seiner Zeugungsprodukte, sondern lediglich darum handeln, warum ein Theil eines Eiproduktes sich regelmässig in einige dem Ausgangspunkte oder reifen Eie relativ gleiche Gebilde verwandle. Die nächste, auf den einzelnen Fall beschränkte Antwort liegt eben in dem Hinweise auf das Formgesetz der individuellen Entwickelung, welches bei allen Thieren, wie ich kurz zu erläutern versuchte, den Ausgangspunkt in ununterbrochenem Kausalzusammenhange mit allen Endpunkten der Entwickelung verbindet*. Von dem einzelnen individuellen Formgesetz können wir alsdann vorwärts blickend sagen, dass es eine thatsächliche mechanische Ursache für die Vererbungserscheinungen aller folgenden Generationen ist, indem es in jedem Individuum Gebilde schafft, an denen sein eigener Bildungsverlauf

* Für die Geschlechtsorgane mag noch besonders hervorgehoben werden, dass sie selbst unter den Wirbelthieren sich nachweislich unmittelbar aus Formelementen entwickeln, welche den Charakter völlig indifferenter Embryonalzellen tragen. Aehnliches liesse sich auch für andere Thiere leicht nachweisen und dadurch bestätigen, dass die Bildung der Geschlechtsorgane ein unmittelbarer Effekt des Formgesetzes der individuellen Entwickelung ist.

sich wiederholt. Wenn daher jede einzelne Vererbung in dem erörterten Sinne der Relation die nothwendige Bedingung aller kontinuirlich folgenden ist, so erscheint sie selbst auch nur in den vorhergegangenen begründet: die Frage nach ihrem Kausalzusammenhange setzt sich von jedem individuellen Formgesetze auf das diesem zu Grunde gelegene fort, sodass wir nothwendig bis zu den ersten Organismen zurückgeführt werden. Nach meiner schon ausgeführten Vorstellung über die Entstehung derselben findet dabei im Grunde genommen dasselbe statt, wie bei der individuellen Entwickelung vom Eie an: ein formloser, unorganisirter Stoff wird unter günstigen Umständen unter Formbedingungen gebracht, welche seine Beziehungen zur Aussenwelt regeln und daraus allmählich ein einfachstes Leben entwickeln, gerade so wie in der Dotterkugel eines vollkommeneren Eies lediglich durch die gesetzmässige Regelung der rein physikalisch-chemischen Elementaraktionen in den Kernen die ersten einfachsten Lebensformen entstehen. Die Bildung des ersten Formgesetzes unterscheidet sich also von derjenigen der folgenden dadurch, dass seine Ursachen sich in jedem einzelnen Falle ganz zufällig zusammenfanden, während weiterhin das Zeugungsthier schon unter den Protozoen die Neubildung des Formgesetzes für seine Nachkommen bis zu einem gewissen Grade sichert, indem es durch sein Absterben die Encystirung als Eibildung herbeiführt. So wird durch die Entstehung des ersten Formgesetzes die Vererbung als relativ gesicherte Folge desselben auch in letzter Instanz durch die individuelle Entwickelung erklärt, deren nothwendiger Abschluss im Tode des Individuums zur Ursache der ersten Realisirung der Vererbung wird. Wer aber die ersten Organismen geschaffen oder überhaupt mit einem Schlage fertig aus anorganischen Elementen entstehen lässt wie Haeckel, der kann eine Antwort auf die Frage nach dem ersten Formgesetz natürlich nicht erhalten. Denn im fertigen Organismus lebt das Formgesetz nur noch in seinen Wirkungen fort, also nur unter der Voraussetzung seines Werdens in der Entwickelung, niemals jedoch, wie ich schon häufig ausführte, als inhärente Eigenschaft des Stoffes. Für jene angeblich fertig hingestellten ersten Organismen fehlt daher ein solches Formgesetz, mag es nun durch Schöpferkraft oder durch Eigenschaften der Anorgane ersetzt gedacht werden; und damit fehlt die letzte kausale Erklärung der Vererbung, wenn man dazu nicht etwa den Hinweis auf jene Eigenschaften oder überhaupt die Naturnothwendigkeit für genügend halten will.

Allerdings befindet sich Haeckel dieser Schwierigkeit scheinbar nicht

gegenüber, indem er die Fortpflanzung der höheren Thiere von der einfachen Theilung, angeblich der ausschliesslichen Fortpflanzungsweise der niedersten Lebewesen, ableitet und so die Vererbung zur selbstverständlichen Begleiterscheinung eines physiologischen Vorgangs macht. Aber einmal lässt sich die Fortpflanzung durch Eier mit der Theilung weder vergleichen, noch von ihr ableiten, da durch Theilung allein die Generationsreihe sich unmöglich über das bescheidenste Mass hinaus fortsetzen lässt (S. 848). Doch muss ich hier den möglichen Einwurf erwähnen, dass, bevor eine gewisse durch blosse Theilungen fortgeführte Generationsreihe von niederen Protozoen ausstarb, irgend ein Individuum durch fortgesetzte Differenzirung in Folge direkter Anpassungen sich soweit verändert hätte, dass es ein keimerzeugender Organismus geworden wäre, wodurch selbst nach meiner Auffassung die Fortführung der Generationsreihe gesichert und die blosse Theilung thatsächlich durch einen wirklichen Zeugungsakt abgelöst würde (vgl. No. 158 S. 120). Mit der Beantwortung dieses Einwurfs komme ich zum zweiten Hauptpunkt in der Untersuchung der Phylogenese, nämlich zur Frage nach der Entstehung der Veränderungen, welche in irgend einer Weise vererbt die einzelnen Entwickelungsstufen der phylogenetischen Reihen darstellen. Ich habe die Gründe auseinandergesetzt, warum die Vererbung erworbener, d. h. vom Formgesetz der individuellen Entwickelung unabhängiger Veränderungen unmöglich angenommen werden könne; aus dem Kausalzusammenhange der Ontogenie ergibt sich aber auch ferner, dass selbst die Annahme einer solchen Vererbung die fortschreitende Phylogenese nicht im geringsten erklären könnte. Allerdings lassen sich die möglichen Fälle jener direkten Anpassung nicht zählen, nicht übersehen, sodass es nahe liegt, nach dem beschränkten Massstab unserer Erkenntniss und Vorstellung jene Anpassungsfähigkeit eine unbeschränkte zu nennen; und doch ist dies nicht statthaft, weil für dieselbe ein grosses Gebiet uns bekannter und für die Phylogenie allein massgebender Veränderungen verschlossen bleibt. Es sind dies eben die Entwickelungsvorgänge. Geht man davon aus, dass jedem Entwickelungsverlauf gerade durch die ihm zu Grunde liegenden Ursachen eine ganz bestimmte Grenze gesetzt ist, von wo ab die formgesetzliche Einheit der erreichten Organisation nur noch zeitweilig erhalten werden kann, um alsdann dem unvermeidlichen Zerfall entgegenzugehen, und dass ferner jene Grenze für jeden einzelnen Körpertheil mit dem Eintritt des vollständigen Lebens erreicht ist, so erhellt, warum jenseits dieser Grenze eine Weiterentwickelung im Sinne morphologischer Gliederung und Neubildung un-

möglich ist (S. 595. 847. 848). Dem fertig gebildeten Körpertheil und dem fertigen Gesammtorganismus fehlen eben die inneren Bedingungen dazu, welche durch lokale, nicht aus dem individuellen Formgesetze hervorgegangene Einflüsse nicht ersetzt werden können; die letzteren mögen daher in morphologischer Hinsicht wohl Rückbildungen veranlassen, Neubildungen können sie bloss in histiologisch-physiologischer Richtung erzeugen, dadurch aber die abgeschlossene typische Entwickelung des Individuums nicht wieder wachrufen. Die Einsicht in den Kausalzusammenhang der individuellen Entwickelung verbietet uns also die Annahme, dass irgendwelche Entwickelungsveränderungen im physiologischen Leben erworben würden; wo solche erscheinen, sind sie unbedingt auf die noch nicht abgelaufene ursprüngliche Entwickelung zu beziehen. Damit ist auch der oben bezeichnete Einwurf erledigt: auch ein Protozoon kann die einmal abgeschlossene Gliederung des seiner Organisation zu Grunde liegenden Formgesetzes im physiologischen Leben nicht weiter führen und desshalb, unbeschadet einer mannigfaltigen histiologischen Differenzirung, niemals mit Umgehung der individuellen Entwickelung eine höhere phylogenetische Stufe erreichen. Wären die ersten Organismen nur auf die direkte physiologische Anpassung angewiesen geblieben, so hätte es eine Phylogenese gar nicht geben können. Die Ursachen derselben liegen eben in ganz anderen Verhältnissen. Aus der Untersuchung über die Vererbung ging bereits hervor, dass lediglich das Formgesetz des Zeugungsthiers die mit dessen Fortpflanzung zusammenhängende Vererbung oder die Neubildung eines ebensolchen Formgesetzes in den Zeugungsprodukten bedinge. Diese Vererbung kann aber desshalb keine absolute Gleichheit der aufeinanderfolgenden Generationen betreffen, weil sie nicht eine Kontinuität, sondern lediglich eine wiederholte Neubildung desselben Formgesetzes bedeutet, sodass bei der stets erneuerten Zusammenstellung der gleichen Bildungsursachen immerhin kleine, wenn auch noch so unmerkliche Abänderungen unvermeidlich sind. Diese sind theils vom Zeugungsthier, welches die Zeugungsprodukte unter dem wechselnden Einfluss seiner physiologischen Verhältnisse ausbildet, theils von den abweichenden Einflüssen abhängig, denen das vom Zeugungsthier getrennte Ei unterliegt *.

* Für diejenigen Eier, welche ihre Entwickelung zum Theil oder vollständig innerhalb des Zeugungsthiers durchlaufen, lässt sich natürlich eine bestimmte Grenze nicht angeben, wann der Einfluss desselben auf die Zusammensetzung der Dottersubstanz und die Feststellung der Formbedingungen aufhört und sich lediglich auf lokale, später selbst physiologische Bewirkungen beschränkt. Doch finde ich nicht, dass eine solche Bestimmung im vorliegenden Falle von irgend welcher Tragweite wäre.

Woher sie aber auch stammen, so muss uns nach meiner Ansicht die individuelle Entwickelungsgeschichte überzeugen, dass sie nur in gewissen Grenzen fördernd eingreifen können, einmal weil sie sich auf sehr einfache Verhältnisse der Bildungsursachen zu beziehen haben, und ferner, weil uns manche darauf zurückführbare Missbildungen, die Untauglichkeit des Samens zur Befruchtung nahverwandter Arten u. a. m. lehren, dass nur gewisse Kombinationen jener Verhältnisse zu lebensfähigen Erzeugnissen führen. Betrachten wir endlich diese Kombinationen, wie sie sich uns aus der vergleichenden Ontogenie verschiedener grosser Abtheilungen des Thierreichs als wahrscheinliche ergeben so müssen wir gestehen, dass sie sich auf eine gewisse Masssteigerung von grundlegenden Entwickelungsursachen beschränken, welche in ihrem Wesen und ursächlichen Zusammenhange überall gleich vorhanden sind. Also nur ein Theil jener für HAECKEL nicht sicher nachweisbaren „indirekten Anpassungen", nämlich diejenigen, welche die Eibildung in allen ihren Beziehungen betreffen* und eben desshalb keine physiologischen sein können (S. 892. 893), kommen bei der Phylogenese in Betracht; und da die Wirkungsweise dieser Abänderungen durch die nach ihrem Kausalnexus allen Thieren gemeinsame Form des Ausgangspunktes der individuellen Entwickelung auf relativ enge Grenzen beschränkt ist, so werden wir auch, trotz aller Mannigfaltigkeit der schliesslichen Entwickelungserzeugnisse, in jener gemeinsamen Grundlage aller Entwickelung ein die ganze Thierwelt, ja vielleicht die ganze organische Welt einheitlich beherrschendes Kausalgesetz anerkennen müssen. Und dies um so mehr, als die Nothwendigkeit der Phylogenese für jeden einzelnen Organismus noch nicht im geringsten die Annahme der ausnahmslosen Blutsverwandtschaft aller fordert, welche ohne jene aus der Ontogenie abgeleitete Erkenntniss allein die Einheit der organischen Welt begründen könnte und daher für den grössten Theil der Thierwelt, nämlich alle Metazoen und ihre Stammformen unter den Protozoen, einen Grundsatz der phylogenetischen Hypothesen HAECKEL's bildet. Der Satz: „Formverwandtschaft ist Blutsverwandtschaft" (Nr. 100 II S. 290. 419, Nr. 158 S. 88) könnte wohl als Schluss aller endgiltig durchgeführten phylogenetischen Untersuchungen gedacht werden; im ersten Anfange derselben bleibt er eine unbegründete, will-

* Ein Theil der sogenannten angeborenen Besonderheiten kann bei einer längeren Dauer der Entwickelung innerhalb des Zeugungsthiers unbedingt auf direkte physiologische Anpassungen bezogen werden.

kürliche Behauptung. Denn Formgemeinschaft deutet zunächst lediglich auf eine Gleichheit der Ursachen; dass damit eine thatsächliche Identität derselben zusammenfalle, lässt sich nur in den engsten Kreisen wahrscheinlich machen, in den weiteren kaum vermuthen, wie viel weniger annehmen. Und welche Inkonsequenz ist es, den monophyletischen Zusammenhang der Metazoen zu behaupten und die Protozoen davon auszuschliessen, da sie doch sowohl unter sich wie mit den Metazoen die einelementige Form des Eies gemeinsam haben! Ist aber für die Protozoen eine polyphyletische Abstammung möglich, so gilt das auch für die Metazoen, und die Entscheidung über die Blutsverwandtschaft hängt nicht mehr von der Formgemeinschaft allein, sondern von der kritischen Prüfung sehr vieler anderer Verhältnisse ab, und bleibt eine Wahrscheinlichkeitsrechnung in allen möglichen Abstufungen der Glaubwürdigkeit.

Wie übrigens Haeckel die Formgemeinschaft begründet, habe ich in der Kritik seiner Untersuchungen über die Homologie der Gastrula und der Keimblätter gezeigt; darnach kann es uns nicht mehr wundern, in seinem oftgehörten biogenetischen Grundgesetze, „von dessen Anerkennung das ganze innere Verständniss der Entwickelungsgeschichte abhängt“ (Nr. 158 S. 7, Nr. 163 S. 7), dass nämlich die Keimesgeschichte eine kurze Wiederholung der Stammesgeschichte sei, eine Verleugnung nicht nur jedes ontogenetischen Kausalzusammenhangs, sondern selbst der Erscheinungsthatsachen der individuellen Entwickelungsgeschichte zu finden. Denn es ist klar, dass wenn man nicht an die Stelle jenes Zusammenhangs übernatürliche Anpassungs- und Vererbungsvorgänge treten lässt, ein individueller Entwickelungsverlauf nicht nach einem Typus anfangen kann, um dann nach einem andern fortzufahren, dass also keine Form irgendwelche Entwickelungsstufen einer anderen Form durchlaufen kann. Die thatsächlichen Uebergänge aus der einen in die andere können daher nur in der Weise stattgefunden haben, dass eben die bereits im Eie begründeten Ursachen und damit auch alle folgenden Erscheinungen der Entwickelung sich veränderten. Und wenn dabei das Mass der Veränderung bei einander nahestehenden Formen so gering ist, dass es unserer Aufmerksamkeit entgehen kann, obschon es bei oberflächlicher Kenntniss der Ontogenie stets unterschätzt wird, so nehmen selbst die äusseren Unterschiede für die grossen Abtheilungen des Thierreichs so sehr zu, dass die individuelle Entwickelung innerhalb derselben auch schon in grossen Zügen von Anfang an auseinandergeht, wie ich es beim Vergleiche der typischen Formdifferenzen zeigte. Doch

habe ich hier keine Veranlassung, darauf näher einzugehen und bemerke nur noch Folgendes. Selbstverständlich stehen die zuletzt genannten Aussprüche HAECKEL's nicht isolirt da; er hält sie eben für die nothwendige Folge der „Erkenntniss", dass die durch die physiologischen Funktionen der Vererbung und Anpassung begründete Phylogenese die einzige mechanische Ursache der individuellen Entwickelung und im weiteren der gesammten Morphologie sei und daher auch die einzige Erklärung beider enthalte (Nr. 100 II S. 290). Ich habe dagegen gezeigt, dass die von HAECKEL missverstandenen Begriffe der Vererbung und Anpassung zur Begründung der Phylogenie gar nichts beitragen, dass ferner, sowie die Bedeutung jener Ausdrücke nur aus einer genauen Untersuchung der Ontogenie sich ergibt, ebenfalls lediglich individuelle Entwickelung durch Erzeugung der ersten Organismen den Grund zu allen sich daraus ergebenden Folgen der Vererbung und Abänderung, mithin auch der Phylogenese legte; und zwar nicht auf Grund der chemischen Wahlverwandtschaft, auf welche alle Erklärungen HAECKEL's zuletzt hinauslaufen, sondern vermöge der Einführung des organischen Formgesetzes in die lebensfähigen Stoffe. Alsdann kann aber auch keine Frage entstehen, was von beiden die Erklärung für das andere enthält, etwaige phylogenetische Thesen und überhaupt die gesammte Descendenztheorie oder die in ihrem Kausalzusammenhange erforschten Thatsachen der Ontogenie. *Die individuelle Entwickelungsgeschichte der Organismen begründet und erklärt allein die gesammte Morphologie derselben.*

Sowie ich in den vorangehenden Theilen dieses Buchs darzuthun mich bemühte, dass die vergleichende Entwickelungsgeschichte einer engeren Thiergruppe nicht nur für diese allein die eben bezeichnete Aufgabe zu lösen, sondern daneben auch allgemeine, weitergreifende Gesichtspunkte aufzudecken vermöge, so habe ich in diesem letzten Abschnitte in gedrängter Uebersicht den Nachweis liefern wollen, dass solche Ergebnisse der vergleichenden individuellen Entwickelungsgeschichte allein uns selbst über diejenigen Verhältnisse Aufschluss geben, welche weit über die Grenzen des zuerst betrachteten Gebiets hinausgehen. Vieles musste in einer solchen Uebersicht unerwähnt bleiben; mein Zweck ist erreicht, wenn nur die Grundzüge des Gedankengangs klar vorliegen, welcher vom Einzelnen zum Allgemeinen führt.

Verzeichniss der benutzten Litteratur.

1. **Spallanzani.** Versuche über die Erzeugung der Thiere und Pflanzen, aus dem Französischen von Michaelis. 1786.
2. **Prévost et Dumas**, Deuxième Mémoire sur la génération, in: Annales des sciences naturelles Tom. 2. 1824.
3. **Rathke**, Ueber die Entwickelung der Geschlechtstheile bei den Amphibien, in den Beiträgen zur Geschichte der Thierwelt 3. Abtheilung. (Aus: Neueste Schriften der naturforschenden Gesellschaft in Danzig I. Band 4. Heft 1825).
4. **Huschke**, Ueber die Umbildung des Darmkanals und der Kiemen der Froschquappen, in: Isis 1826. S. 613—627.
5. **Dutrochet**, Ueber die Eier und Larven der Batrachier, in: Froriep's Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde. Band 13. Nr. 283. 1826.
6. **Rusconi**, Développement de la Grénouille commune depuis le moment de sa naissance jusqu'à son état parfait. 1826.
7. **v. Baer**, De ovi mammalium et hominis genesi epistola. 1827.
8. —, Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere. 1828. 1837.
9. —, Geschichte des Froschembryo in: Burdach, die Physiologie als Erfahrungswissenschaft. II. Band. 1. Auflage 1828 S. 222—235; 2. Aufl. 1838 S. 297—312.
10. **J. Müller**, Bildungsgeschichte der Genitalien aus anatomischen Untersuchungen an Embryonen des Menschen und der Thiere. 1830.
11. —, De glandularum secernentium structura penitiori earumque prima formatione in homine atque animalibus. 1830.

12. **Baumgärtner**, Ueber Nerven und Blut. 1830.

13. **Dugès**. Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges. 1834. Aus: Mémoires présentés par divers savants à l'Académie des sciences de l'Institut de France. sciences mathématiques et physiques Tom. 6. 1835.

14. **v. Baer**, Die Metamorphose des Eies der Batrachier vor der Erscheinung des Embryo und Folgerungen aus ihr für die Theorie der Erzeugung, in Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1834.

15. —. Entwickelungsgeschichte der ungeschwänzten Batrachier in: Bulletin scientifique, publié par l'Académie Impériale des sciences de St. Pétersbourg Tom. I. 1835.

16. **Rusconi**, Erwiderung auf einige kritische Bemerkungen des Hrn. v. Baer über Rusconis Entwickelungsgeschichte des Froscheies in Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1836.

17. **Wagner**. Prodromus historiae generationis hominis atque animalium, sistens icones ad illustrandum ovi primitivi, inprimis vesiculae germinativae ac germinis in ovario inclusi genesin ac structuram, per omnes animalium classes multosque ordines indagatae. 1836.

18. **C. H. Schultz**, Das System der Circulation in seiner Entwickelung durch die Thierreihe und im Menschen und mit Rücksicht auf die physiologischen Gesetze seiner krankhaften Erscheinungen dargestellt. 1836.

19. **Rathke**. Ueber die Entstehung der glandula pituitaria in Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1838.

20. **Reichert**, Vergleichende Entwickelungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien, nebst den Bildungsgesetzen des Wirbelthierkopfes im Allgemeinen und seinen hauptsächlichen Variationen durch die einzelnen Wirbelthier-Klassen. 1838.

21. **Rathke**, Ueber die Entwickelung des Schädels der Wirbelthiere. Vierter Bericht über das naturwissenschaftliche Seminar zu Königsberg 1839.

22. **Reichert**, Das Entwickelungsleben im Wirbelthierreich. 1840.

23. **Rusconi**, Ueber künstliche Befruchtung von Fischen und über einige neue Versuche in Betreff künstlicher Befruchtung an Fröschen in Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1840.

24. **Bergmann**. Die Zerklüftung und Zellenbildung im Froschdotter ebend. 1841.

25. **Reichert**, Ueber den Furchungsprocess der Batrachiereier ebend. 1841.

26. **Vogt**, Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans). 1842.

27. **Bergmann**, Zur Verständigung über die Dotterzellenbildung in Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1842.

28. **Reichert**, Beiträge zur Kenntniss des Zustandes der heutigen Entwickelungsgeschichte. 1843.

29. **Platner**, Einige Beobachtungen über die Bildung der Capillargefässe in Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1844.

30. **Prévost et Lebert**, Mémoire sur la formation des organes de la circulation et du sang dans les Batraciens, in: Annales des sciences naturelles 3. Série. Zoologie. Tom. 1. 1844.

31. **Reichert**, Der Furchungsprocess und die sogenannte Zellenbildung um Inhaltsportionen in Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1846.

32. **Kölliker**, Ueber die Entwickelung der Gewebe der Batrachier, in: Froriep, Neue Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde Band 39 Nr. 844. 1846 (vgl. desselben Note sur le développement des tissus organiques chez les Batraciens in: Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences de Paris. Tom. 23. 1846).

33. —, Zur Lehre von den Furchungen in: Archiv für Naturgeschichte 1847.

34. **Cramer**, Bemerkungen über das Zellenleben in der Entwickelung des Froscheies in Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1848.

35. **Newport**, On the impregnation of the ovum in the Amphibia, in: Philosophical Transactions of the Royal Society of London 1851.

36. **Remak**, Ueber die Entstehung des Bindegewebes und des Knorpels in Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1852.

37. **Wittich**, Beiträge zur morphologischen und histiologischen Entwickelung der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der nackten Amphibien in Siebold's und Kölliker's Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie IV. Bd. 1853.

38. **Leuckart**, Artikel „Zeugung" in Wagner's Handwörterbuche der Physiologie mit Rücksicht auf physiologische Pathologie. IV. Band. 1853.

39. **Rusconi.** Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre. 1854.

40. **Remak,** Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere. 1850—55.

41. **Ecker,** Icones physiologicae. 1851—59.

42. **Thomson,** Article „Ovum", in: Todd Cyclopaedia of anatomy and physiology. Vol. 5 (Supplement) 1859.

43. **Kölliker.** Entwickelung der Muskelfasern der Batrachier, in Siebold's und Kölliker's Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie IX. Band 1858.

44. —. Ueber die Beziehungen der chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderen Fische in: Verhandlungen der physikalisch-medicinischsn Gesellschaft in Würzburg X. Band 1860.

45. **Stricker,** Entwickelungsgeschichte von Bufo cinereus bis zum Erscheinen der äusseren Kiemen in: Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien 1860.

46. —, Untersuchungen über die ersten Anlagen in Batrachier-Eiern in Siebold's und Kölliker's Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie XI. Band 1861.

47. **Rathke,** Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere. 1861.

48. **Kölliker.** Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1861.

49. **Reichert.** Der Faltenkranz an den beiden ersten Furchungskugeln des Froschdotters und seine Bedeutung für die Lehre von der Zelle in Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1861.

50. **Bruch,** Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule von Pelobates fuscus in: Würzburger naturwissenschaftliche Zeitschrift II. Band 1861.

51. **F. E. Schulze.** Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der quergestreiften Muskelfaser in Reichert's und Du Bois-Reymond's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1862.

52. **M. Schultze,** Observationes nonnullae de ovorum ranarum segmentatione. 1863.

53. **Babuchin,** Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Auges in: Würzburger naturwissenschaftliche Zeitschrift IV. Band 1863.

54. **Hensen.** Ueber die Entwickelung des Gewebes und der Nerven im Schwanze der Froschlarven in Virchow's Archiv für pathologische Anatomie 31. Bd. 1864.

55. **Stricker**, Untersuchungen über die Entwickelung des Kopfes der Batrachier in Reichert's und Du Bois-Reymond's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1864.

56. **Schenk**. Untersuchungen über die erste Anlage des Gehörorgans der Batrachier, in: Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien 1864.

57. **Barkau**, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Auges der Batrachier, ebendas. 1866.

58. **Török**, Beiträge zur Kenntniss der ersten Anlagen der Sinnesorgane und der primären Schädelformation bei den Batrachiern, ebendas. 1865.

59. —, Untersuchungen über die Entwickelung der Mundhöhle und ihrer nächsten Umgebung, ebend. 1866.

60. **Eberth**, Zur Entwickelung der Gewebe im Schwanze der Froschlarven in M. Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie 1866.

61. **Hensen**, Ueber die Nerven im Schwanz der Froschlarven, in M. Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie 1868.

62. **Langer**, Die Lymphgefässe im Schwanze der Batrachierlarven, in: Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien 1868.

63. **v. Bambecke**, Recherches sur le développement du Pélobate brun, in: Mémoires couronnés et Mémoires des savants étrangers, publiés par l'Académie royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique. Tom. XXXIV. 1868.

64. **Goette**, Untersuchungen über die Entwickelung des Bombinator igneus in M. Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie 1869.

65. **Golubew**, Beiträge zur Kenntniss des Baues und der Entwickelungsgeschichte der Capillargefässe des Frosches, ebend. 1869.

66. **Waldeyer**, Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Sexualorgane. 1869.

67. **Dönitz**, Ueber das Remak'sche Sinnesblatt, in Reichert's und Du Bois-Reymond's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1869.

68. **Golubew**, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Batrachier, in Rollet's Untersuchungen aus dem physiologischen Institute in Graz 1870.

69. **Goette**, Vorläufige Mittheilung aus einer allgemeinen Bildungsgeschichte des Bombinator igneus in: Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften 1870. Nr. 38.

70. **Klein**, Beiträge zur Kenntniss des Froschlarvenschwanzes in: Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien 1870.

71. **v. Bambecke**, Sur les trous vitellins, que présentent les oeufs fécondés des amphibiens in: Bulletins de l'Académie royale de Belgique 2me Série Tom. XXX. Nr. 7. 1870.

72. **Arnold**, Experimentelle Untersuchungen über die Entwickelung der Blutcapillaren, in Virchow's Archiv für pathologische Anatomie 1871.

73. **Oellacher**, Ueber die erste Entwickelung des Herzens und der Pericardial- oder Herzhöhle bei Bufo cinereus, in M. Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie 1871.

74. **W. Müller**, Beobachtungen des pathologischen Instituts zu Jena.
    1. Ueber den Bau der Chorda dorsalis.
    2. Ueber Entwickelung und Bau der Hypophysis und des Processus infundibuli cerebri.
    3. Ueber die Entwickelung der Schilddrüse.

    in: Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft 1871.

75. **Lieberkühn**, Ueber das Auge des Wirbelthierembryo, in: Schriften der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg 1872.

76. **J. Müller**, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. I. Osteologie und Myologie, II. über den eigenthümlichen Bau des Gehörorgans bei den Cyklostomen u. s. w., III. vergleichende Neurologie der Myxinoiden, IV. über das Gefässsystem, V. Untersuchungen über die Eingeweide der Fische. 1835—1845.

77. **Schwann**, Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachsthume der Thiere und Pflanzen. 1839.

78. **Kölliker**, Mikroskopische Anatomie. 1850. 1852.

79. —, Handbuch der Gewebelehre des Menschen 1867.

80. **Stannius**, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Erstes Buch: Die Fische. Zweites Buch: Die Amphibien. 1854.

81. **Leydig**, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. 1853.
82. **Fischer**, Amphibiorum nudorum neurologiae specimen primum. 1843.
83. **Remak**, Ueber ein selbstständiges Darmnervensystem. 1847.
84. **Lereboullet**, Recherches sur l'anatomie des organes génitaux des animaux vertebrés. (Aus: Nova acta physico-medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae naturae curiosorum Tom. XXIII Pars I 1851).
85. **Wittich**, Die Entstehung des Arachnideneies im Eierstocke in Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1849. S. 117.
86. **Reichert**, Zur Controverse über den Primordialschädel, ebend. 1849.
87. **Carus**. Ueber die Entwickelung des Spinneneies in Siebold's und Kölliker's Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 1850 S. 103.
88. **Gegenbaur**, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. 1862.
89. —, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 1870.
90. **Ecker**, Die Anatomie des Frosches. 1864.
91. **Leydig**, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. 1857.
92. **M. Schultze**, Die Entwickelungsgeschichte von Petromyzon Planeri. 1856.
93. —, Ueber Muskelkörperchen und Das, was man eine Zelle zu nennen habe, in Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1861.
94. **Wyman**, Anatomy of the nervous system of Rana pipiens, in: Smithsonian Contributions to knowledge Vol. V. 1853.
95. **Stieda**, Studien über das centrale Nervensystem der Wirbelthiere in Siebold's und Kölliker's Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Band XX. 1870.
96. —, Ueber den Bau der Haut des Frosches, in Reichert's und Du Bois-Reymond's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1865.
97. **His**, Ueber die Wurzeln der Lymphgefässe in den Häuten des Körpers und über die Theorie der Lymphbildung in Siebold's und Kölliker's Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie XII. Band 1862.
98. **Hensen**, Ueber den Bau des Schneckenauges und über die Entwickelung der Augentheile in der Thierreihe in M. Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie 1866.

99. **Lieberkühn**. Ueber Bewegungserscheinungen der Zellen in: Schriften der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften in Marburg. Band IX. 1872.

100. **Haeckel**, Generelle Morphologie der Organismen. 1866.

101. —, Biologische Studien. Erstes Heft. 1870.

102. **Goette**, Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere. Vorläufige Mittheilung, in: Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften 1869 Nr. 26.

103. —, Zur Entwickelungsgeschichte des Kaninchens. Vorläufige Mittheilung, ebend. Nr. 55.

104. **Fick**, Die medicinische Physik. 1858.

105. **Kupffer**, Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische, in M. Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie 1868.

106. **Oellacher**, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforelleneie Cap. I. II, in Siebold's und Kölliker's Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Band XXII 1872.

107. —, — Cap. III—V ebendas. Band XXIII 1873.

108. **Goette**, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere I. Der Keim des Forelleneies, in M. Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie 1873.

109. **His**, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwickelung des Hühnchens im Eie. 1868.

110. **Dursy**, Der Primitivstreif des Hühnchens. 1867.

111. **Kowalewsky**, Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus aus: Mémoires de l'Académie Imp. des sciences des St. Pétersbourg VII. Série, Tome XI Nr. 4.

112. **Miklucho-Maclay**, Beiträge zur vergleichenden Neurologie der Wirbelthiere. 1870.

113. **Huxley**, Handbuch der vergleichenden Anatomie übersetzt von Ratzel. 1873.

114. **Tiedemann**, Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns im Foetus des Menschen u. s. w. 1816.

115. **Rathke**, Entwickelungsgeschichte der Natter (Coluber Natrix). 1839.

116. **Mayer**, Analecten für vergleichende Anatomie. 1835.

117. **Schenk**, Zur Entwickelungsgeschichte des Auges der Fische, aus den Sitzungsberichten der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien 1867.

118. **Gegenbaur**, Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule des Lepidosteus, mit vergleichend anatomischen Bemerkungen, in: Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft III. 4. 1867.

119. **Rathke**, Untersuchungen über die Entwickelung und den Körperbau der Krokodile. 1866.

120. **Stricker**, Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere. 1871. 1872.

121. **Goette**, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere II. Die Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühnerei, in M. Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie 1874.

122. **Klein**, Das mittlere Keimblatt in seinen Beziehungen zur Entwickelung der ersten Blutgefässe und Blutkörperchen im Hühnerembryo, in: Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften zu Wien 1871.

123. **Vogt**, Embryologie des Salmones, aus: Histoire naturelle des poissons d'eau douce de l'Europe centrale par L. Agassiz. 1842.

124. **v. Baer**, Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaften. 1873.

125. **M. Schultze**, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. 1863.

126. **Boll**, Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Gewebe, in M. Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. VIII 1872.

127. **Haeckel**, Zur Morphologie der Infusorien, aus der Jenaischen Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft Bd. VII. 4. 1873.

128. —, Die Kalkschwämme. 1872.

129. **Agassiz** et **Vogt**, Anatomie des Salmones. 1845.

130. **Meckel**, System der vergleichenden Anatomie. 1821—1833.

131. **Schneider**, Ueber die vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Muskelsystems der Wirbelthiere, Sitzungsbericht der Oberhessischen Gesellschaft, Giessen 1873.

132. **Gegenbaur**, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Zweites Heft: 1. Schultergürtel der Wirbelthiere. 2. Brustflosse der Fische. 1865.

133. **Friedreich** und **Gegenbaur**, Der Schädel des Axolotl, in dem 2. Berichte von der königlichen zootomischen Anstalt zu Würzburg 1849.

134. **Gegenbaur**, Ueber die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältniss zur Wirbeltheorie des Schädels in: Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft Bd. VI 1871.

135. —, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Drittes Heft: das Kopfskelet der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntniss der Genese des Kopfskeletes der Wirbelthiere. 1872.

136. **Dursy**, Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. 1869.

137. **Rathke**, Bemerkungen über den inneren Bau des Querders (Ammocoetes branchialis) und des kleinen Neunauges (Petromyzon Planeri), in den Beiträgen zur Geschichte der Thierwelt. (Aus den neuesten Schriften der naturforschenden Gesellschaft in Danzig II. Bd. 2. Heft 1827).

138. **Langerhans**, Untersuchungen über Petromyzon Planeri. 1873.

139. **Leydig**, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. 1852.

140. **Hallmann**, Die vergleichende Osteologie des Schläfenbeins. 1837.

141. **Hyrtl**, Cryptobranchus Japonicus. 1865.

142. **Brücke**, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Gefässsystems, in den Denkschriften der kais. Akademie zu Wien, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse III 1852.

143. **J. Müller**, Ueber die Existenz von vier getrennten, regelmässig pulsirenden Herzen, welche mit dem lymphatischen System in Verbindung stehen, bei einigen Amphibien, in Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1834.

144. **Burow**, De vasis sanguiferis Ranarum. 1834.

145. **Gruby**, Recherches anatomiques sur le système veineux de la Grénouille, in den Annales des sciences naturelles 2. Série. Zoologie. T. XVII. 1842.

146. **Balfour**, The Development of the Blood-vessels of the Chick, in: Studies from the Physiological Laboratory in the University of Cambridge I 1873.

147. **v. Baer**, Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Fische nebst einem Anhange über die Schwimmblase. 1835.

148. **Rathke**, Ueber die früheste Form und die Entwickelung des Venensystems und der Lungen beim Schafe. — Ueber die Bildung der Pfort-

ader und der Lebervenen der Säugethiere. In Meckel's Archiv für Anatomie und Physiologie 1830.

149. **Bischoff**, Entwickelungsgeschichte des Hunde-Eies. 1845.

150. **Romiti**, Ueber den Bau und die Entwickelung des Eierstockes und des Wolff'schen Ganges, in M. Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. X 1873.

151. **Kupffer**, Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtssystems. I. die Entstehung der Niere bei Schafembryonen, in M. Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. I 1865.

152. —, — II. die Entstehung der Niere beim Hühnchen ebend. Bd. II 1866.

153. **Goette**, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Darmkanals im Hühnchen. 1867.

154. **Hering**, Ueber den Bau der Wirbelthierleber, in M. Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. III 1873.

155. **Schenk**, Beitrag zur Lehre von den Organanlagen im motorischen Keimblatte, in den Sitzungsberichten der k. Akademie der Wissenschaften zu Wien, mathematisch-naturw. Klasse Bd. LVII 1868.

156. **Rosenberg**, Untersuchungen über die Entwickelung der Teleostier-Niere. 1867.

157. **Bidder**, Vergleichend-anatomische und histologische Untersuchungen über die männlichen Geschlechts- und Harnwerkzeuge der nackten Amphibien. 1846.

158. **Haeckel**, Anthropogenie. Keimes- und Stammesgeschichte des Menschen. 1874.

159. **Kowalewsky**, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden, aus: Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St. Pétersbourg VII. Série Tom. XVI Nr. 12.

160. —, Beobachtungen über die Entwickelung der Coelenteraten, aus den Berichten der Gesellschaft der Freunde der Naturwissenschaft u. s. w. in Moskau (russisch) 1873.

161. —, Beobachtungen über die Entwickelung der Brachiopoden, ebendas. 1874.

162. —, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Holothurien, aus den Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St. Pétersbourg VII. Série Tom. XI Nr. 6.

163. **Haeckel**, Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter, aus der Jenaischen Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft 1874.

164. **Metschnikoff**, Zur Entwickelungsgeschichte der Kalkschwämme, in Siebold's und Kölliker's Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Bd. XXIV 1874.

165. —, Studien über die Entwickelung der Medusen und Siphonophoren, ebend.

166. —, Studien über die Entwickelung der Echinodermen und Nemertinen, aus den Mémoires de l'Academie Impériale des sciences de St. Pétersbourg VII. Série Tom. XIV Nr. 8.

167. **Kleinenberg**, Hydra. Eine anatomisch-entwickelungsgeschichtliche Untersuchung. 1872.

168. **J. Müller**, Ueber die Larven und die Metamorphose der Holothurien und Asterien. 1852.

169. —, Ueber den allgemeinen Plan in der Entwickelung der Echinodermen. 1853.

170. **Darwin**, Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication, übers. von J. V. Carus. 1868.

Alphabetisches Autoren-Verzeichniss.

Agassiz et Vogt 129.
Arnold 72.
Babuchin 53.
v. Baer 7. 8. 9. 14. 15. 124. 147.
Balfour 146.
v. Bambecke 63. 71.
Barkau 57.
Baumgärtner 12.
Bergmann 24. 27.
Bidder 157.
Bischoff 149.
Boll 126.
Bruch 50.
Brücke 142.
Burow 144.
Carus 87.
Cramer 34.
Darwin 170.
Dönitz 67.
Dugès 13.
Dursy 110. 136.
Dutrochet 5.
Eberth 60.
Ecker 41. 90.
Fick 104.
Fischer 82.
Friedreich und Gegenbaur 133.
Gegenbaur 88. 89. 118. 132. 134. 135.
Goette 64. 69. 102. 103. 108. 121. 153.
Golubew 65. 68.
Gruby 145.
Haeckel 100. 101. 127. 128. 158. 163.
Hallmann 140.
Hensen 54. 61. 98.
Hering 154.
His 97. 109.
Huschke 4.
Huxley 113.
Hyrtl 141.
Klein 70. 122.
Kleinenberg 167.
Kölliker 32. 33. 43. 44. 48. 78. 79.
Kowalewsky 111. 159. 160. 161. 162.
Kupffer 105. 151. 152.
Langer 62.
Langerhans 138.
Lereboullet 84.
Leuckart 38.
Leydig 81. 91. 139.
Lieberkühn 75. 99.
Mayer 116.
Meckel 130.
Metschnikoff 164. 165. 166.
Miklucho-Maclay 112.

Müller (J.) 10. 11. 76. 143. 168. 169.
Müller (W.) 74.
Newport 35.
Oellacher 73. 106. 107.
Platner 29.
Prévost et Dumas 2.
Prévost et Lebert 30.
Rathke 3. 19. 21. 47. 115. 119. 137. 148.
Reichert 20. 22. 25. 28. 31. 49. 86.
Remak 36. 40. 83.
Romiti 150.
Rosenberg 156.
Rusconi 6. 16. 23. 39.
Schenk 56. 117. 155.
Schneider 131.
Schultz 18.
Schultze 52. 92. 93. 125.
Schulze 51.
Schwann 77.
Spallanzani 1.
Stannius 80.
Stieda 95. 96.
Stricker 45. 46. 55. 120.
Thomson 42.
Tiedemann 114.
Török 58. 59.
Vogt 26. 123.
Wagner 17.
Waldeyer 66.
Wittich 37. 85.
Wyman 94.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen, bei denen das zugehörige Thier nicht genannt ist, beziehen sich auf die Unke. Die Taf. II, III Fig. 39—54 sind nach gleichem Massstabe gezeichnet, ebenso Taf. III Fig. 55—62, Taf. IV—VII, XIII—XV Fig. 281, XVI. XVII.

TAFEL I.

Fig. 1. Querdurchschnitt einer jungen Geschlechtsdrüsenanlage. a. Gekröse, b. Stammvenen, c. Peritonealepithel, d. solide Anlage der Geschlechtsdrüse, e. Anlage des Follikelepithels, f. flüssiger Inhalt des Follikels, g. Kerne.

Fig. 2. Querdurchschnitt einer ähnlichen Anlage, die Follikelbildung vorgeschritten, Bezeichnung wie in Fig. 1.

Fig. 3. Querdurchschnitt einer etwas älteren Geschlechtsdrüsenanlage, Bezeichnung wie in Fig. 1.

Fig. 4—8. Einzelne Follikel aus älteren Geschlechtsdrüsenanlagen, Verschmelzung der primären Follikel und ihrer Kerne zu Eifollikeln und Keimbläschen g, Bezeichnung wie in Fig. 1.

Fig. 9. Grösserer Eifollikel mit beginnender Dotterbildung. e. Follikelepithel, g. Keimbläschen, h. Dotterkörnerhaufen, i. Keimflecke, k. Bindegewebe.

Fig. 10. Schrumpfendes Keimbläschen aus einem reifenden Eie.

Fig. 11. Meridionaldurchschnitt durch ein ausgewachsenes Eierstocksei. a. Keimbläschen, b. die durch seine Schrumpfung entstandene Höhle.

Fig. 12. Meridionaldurchschnitt durch ein ähnliches Ei nach dem Schwunde jener Höhle. a. Keimbläschen, c. zerstörte Pigmentschicht.

Fig. 13. Ein ähnlicher Durchschnitt nach der Auflösung des Keimbläschens.

Fig. 14. Meridionaldurchschnitt eines eben befruchteten Eies. a. Dotterkern.

Fig. 15. 16. Die Bildung der ersten Theilungsfurche.

Fig. 17. Verschiedene Lebenskeime. a. vor der ersten Theilung, b. nach der zweiten Theilung, c. in kleineren Dotterstücken, d. Lebenskeim ohne und mit Kernkeimen, e. Hof desselben, f. Dottersubstanz.

Fig. 18. Durchschnitt eines sich theilenden Dotterstücks. a. Trennungslinie, b. äussere Einschnürung, d. Kernkeimhaufen, e. Hof desselben.

Fig. 19. Kernbildung in den Dotterstücken. d. Kern mit der Andeutung der verschmolzenen Kernkeime, d'. Kerne in der Theilung, e. Hof des früheren Lebenskeims.

Tafel II.

Fig. 20. Meridionaldurchschnitt durch ein Ei vor der ersten Theilung, mit peripherischer Körnerschicht, Dotterkern und Lebenskeim.

Fig. 21—23. Desgl. während der ersten Theilung.

Fig. 24. 25. Desgl. während der ersten Aequatorialtheilung.

Fig. 26. 27. Desgl. während der folgenden Theilungen. a. Keimhöhle.

Fig. 28. Desgl. während der Bildung der primären Keimschicht. a. Keimhöhle, b. Grenzen der primären Keimschicht.

Fig. 29. Mediandurchschnitt durch ein Ei während der Bildung der Rusconi'schen Spalte. a. Rusconi'sche Spalte, b. ventraler Rand der primären Keimschicht, c. Keimhöhle, d. d'. die zwei Lagen der Keimschicht, e. Dotterzellenmasse (Nahrungsdotter).

Fig. 30. Desgl. an einem älteren Ei. a. b. dorsaler und ventraler Rand der Rusconi'schen Oeffnung, c. gehobener Rand des Keimhöhlenbodens. d. d'. wie in Fig. 29, f. sekundäre Keimschicht.

Fig. 31. Desgl. während der Anlage der Darmhöhlenspalte. a. b. c. wie in Fig. 30, d. Deckschicht, d'. Grundschicht des oberen Keimblattes e, f. f'. mittleres Keimblatt, g. Darmblatt.

Fig. 32. Desgl. während der Entwickelung der Darmhöhle. c. c'. gehobene Theile des Keimhöhlenbodens, e. Dotterpfropf.

Fig. 33. Desgl. während des Schwundes der Keimhöhle. c. Keimhöhle, d. Deckschicht des oberen Keimblattes, d'. Hirnplatte, e. f. f'. g. wie in Fig. 31. 32, o. Darmhöhle.

Fig. 34. Mediandurchschnitt durch einen jungen Embryo. d'. Hirnplatte. e. Rusconi'sche Oeffnung, f. f'. Mittleres Keimblatt, h. Medianer Schluss

des Kopfwulstes, i. medianer Schluss der Sinnesplatte (Anlage des Hirnanhangs), n. Dotterzellenmasse (Nahrungsdotter), o. ventrale Vordarmbucht, p. ventrale Hinterdarmbucht.

Fig. 35. Mediandurchschnitt durch einen Embryo mit einsinkendem Rücken. e. h. n. o. wie in Fig. 34, k. vordere Tasche der Hirnplatte, l. Knickung der Hirnplatte.

Fig. 36. Mediandurchschnitt eines Embryo nach Schluss der Rückenrinne. e. n. o. p. wie in Fig. 34. 35, i. Anlage des Hirnanhangs, k. plattes Vorderhirn, m. Uebergang des Rückenmarkskanals in den Hinterdarm.

Fig. 37. Dasselbe von einem Embryo mit vortretendem Schwanzende.

Fig. 38. Dasselbe von einem Embryo mit auswachsendem Ruderschwanz. a. Hinterhirn, b. Vorderhirn, c. Anlage der Zirbel, d. Rückenmark, e. ventrale Seitenplatte des Hinterkopfs, Anlage des Perikardialsackes, f. Anlage des Afters, g. Afterdarm, h. ventrale Vordarmbucht, i. Anlage des Hirnanhangs, k. Schwanzdarm, l. Grenzeinschnürung zwischen Mittel- und Hinterhirn, m. Uebergang des Rückenmarkskanals in den Schwanzdarm, n. Membrana reuniens superior.

Tafel III.

Fig. 39. Ein ganzes Ei vor der Bildung der Rückenwülste, von hinten und oben gesehen.

Fig. 40. Die gleiche Ansicht eines Eies mit Rückenwülsten. a. Rückenrinne, b. Medullarplatten, c. Rückenwülste.

Fig. 41. Dasselbe Ei von oben gesehen, Bezeichnung wie in Fig. 40.

Fig. 42. Ein Embryo von oben gesehen. a. b. c. wie in Fig. 40, d. vorgewölbter Uebergang von der Schlundwand zum Kieferwulst (vgl. Fig. 77—80).

Fig. 43. Embryo während des Schlusses der Rückenfurche, Bezeichnung wie in Fig. 42.

Fig. 44. Aehnlicher etwas älterer Embryo. c. Vorderhirn, d. Kieferwulst, e. Zungenbeinbogen, f. Hinterhirn, g. Uebergang zum Rückenmark, h. Vorragung der Segmentplatten.

Fig. 45. Junger Embryo von vorn gesehen. a. Hirnschluss, b. Hirntheil des Vorderkopfes, c. Kiefertheil desselben (Kieferwulst), d. Zungenbeinbogen, e. Haftorgan, f. Anlage der Mundbucht und des Hirnanhangs.

Fig. 46. Seitlich abgeplatteter und gekrümmter Embryo von vorn gesehen. b. Vorderhirn, c. Unterkieferwulst, d. Zungenbeinbogen, e. Vorwölbung

des Herzraums, f. Mundbucht, g. Nasengruben, h. dazwischen vortretende Vorderhirnwölbung (vgl. Fig. 251), i. Oberkieferwulst, k. Rücken, m. linke Körperseite.

Fig. 47. Embryo von vorn und unten gesehen. b. c. d. f. g. i. wie in Fig. 46, h. medialer Gesichtsfortsatz, k. Vorwölbung des Auges.

Fig. 48, 49. Aeltere Embryonen in derselben Ansicht, Bezeichnung wie in Fig. 47. e. Kiemen.

Fig. 50. Junger Embryo in der Seitenansicht. a. vordere Hirnhälfte, b. Hinterhirn, c. Rückenmark, d. Kiefertheil des Vorderkopfes, e. Schlundwand.

Fig. 51. Seitenansicht eines etwas älteren Embryo. a. Vorwölbung des Auges, b. Hinterhirn, d. Kiefertheil, e. Schlundwand, f. zweites laterales Kopfsegment, g. Vorragung der Segmentplatten, h. abgestumpftes Hinterende.

Fig. 52. Noch älterer Embryo. a. Mittelhirn, a'. Auge, d. Unterkieferbogen, d'. Gl. Gasseri, e. Schlundwand, f. zweites laterales Kopfsegment, f'. drittes und viertes Kopfsegment, g. Segmente des Rumpfes, h. Anlage des Schwanzes, i. ventrale Grenze zwischen Vordarm (Leberanlage) und Dotterzellenmasse.

Fig. 53. Weitere Entwickelungsstufe. a. a'. d. d'. i. wie in Fig. 52. b. Hinterhirn, e. Zungenbeinbogen, e'. Kiemenbögen, f. Gl. nervi facialis, f'. Gl. nervi glosso-pharyngei et vagi, g. Gehörbläschen, k. Haftorgan, l. Vorwölbung des Herzraums, m. Vorwölbung der Urniere.

Fig. 54. Noch ältere Entwickelungsstufe. a. a'. d. d'. e. e'. f. f'. g. k. wie in Fig. 53, i. Seitennerv, l. Nasengrube, m. Mundbucht, n. Oberkieferwulst.

Fig. 55. Querdurchschnitt durch die Rückenseite des Eies. a. b. Deck- und Grundschicht des oberen Keimblattes, d. Dotterzellenmasse (Nahrungsdotter), e. Darmblatt, s. mittleres Keimblatt.

Fig. 56. Dasselbe von einem etwas älteren Eie. a. d. e. wie in Fig. 55, b. Medullarplatte, s. s'. Rücken- und Seitentheil des mittleren Keimblattes, h. Rest der Keimhöhle.

Fig. 57. Desgl. nach Erweiterung der Darmhöhle. a. b. d. e. wie in Fig. 55. 56, f. Darmhöhle, s. Axenstrang des mittleren Keimblattes, s'. Seitentheil desselben.

Fig. 58. Desgl. mit der Anlage der Wirbelsaite. a. b. d. e. f. wie in Fig. 55. 57, g. Anlage der Wirbelsaite, s. Segmentplatte, s'. Seitenplatte.

Fig. 59—62. Querdurchschnitte eines Embryo von vorn nach hinten folgend, Fig. 59—61 durch den Kopftheil, Fig. 62 durch den Rumpf. a. Deckschicht, b. Hirn-, Medullarplatte, b'. Grundschicht der Oberhaut, d. Dotterzellenmasse (Nahrungsdotter), e. Darmblatt, f. Darmhöhle, g. Wirbelsaite, h. Sinnesplatte, i. Spalte zwischen Hirn- und Sinnesplatte, k. Einbiegung der Hirnplatte

zwischen dem medialen und lateralen Theil (Kopfwulst), s. Segmentplatte, s'. Seitenplatte.

Tafel IV.

Fig. 63—67. Querdurchschnitte durch den Kopftheil, von vorn nach hinten folgend, Fig. 65 aus zwei Schnitten zusammengesetzt, einem vorderen links und einem hinteren rechts. a'. Kopfwulst, b. Hirnplatte, g. noch nicht gesonderter Axenstrang (Fig. 65) und Wirbelsaite (Fig. 66. 67), h. Sinnesplatte, Fig. 63—65 links zur Augenanlage, Fig. 65 rechts und Fig. 66 zur Ohranlage gehörig, Fig. 67 im Uebergange in die Medullarplatte, i. Spalte zwischen Hirn- und Sinnesplatte, r. Rückenrinne, s. Segmentplatte, s'. Seitenplatte, is. inneres Segment, as. äusseres, laterales Segment.

Fig. 68. Querdurchschnitt durch den hinteren Rumpftheil eines gleich alten Embryo, Bezeichnung wie im Voranstehenden.

Fig. 69. Querdurchschnitt dicht vor der Rusconi'schen Oeffnung. d. Dotterzellenmasse (Nahrungsdotter), e. Darmblatt, f. Darmhöhle, g. Uebergang des Darmblattes in die Deckschicht des oberen Keimblattes, weiter oben noch ausserhalb des Schnittes (vgl. Fig. 35), v. s. wie vorher.

Fig. 70. Querdurchschnitt durch die Rusconi'sche Oeffnung (vgl. Fig. 77. 78). a. Deckschicht, b. Grundschicht (Medullarplatte) im Uebergange in das mittlere Keimblatt, s. s'. wie vorher, d. Dotterzellenmasse (Nahrungsdotter), e. Darmblatt, durch die Rusconi'sche Oeffnung in die Deckschicht a übergehend.

Fig. 71—74. Querdurchschnitte durch den Kopftheil eines etwas älteren Embryo. a'. Kopfwulst, b. Hirnplatte, e. Darmblatt, f. Darmhöhle. g. Anlage der Wirbelsaite, h. Sinnesplatte, Fig. 71 im Bereiche der Augenanlage, weiterhin der Ohranlage, i. Rückenfurche, r. Rückenrinne, s. s'. is. as. wie vorher, as'''. das letzte laterale Kopfsegment.

Fig. 75. Durchschnitt durch die Mitte des Rückens, im Anschlusse an Fig. 71—74. a. Deckschicht auf dem Rückenwulst, b. Deckschicht auf dem medialen Theil der Medullarplatte b', mit dieser bereits verschmolzen, i. s. s'. wie vorher.

Fig. 76—80. Frontaldurchschnitte (senkrecht zu den Median- und Querdurchschnitten) eines Embryo kurz vor der Schliessung der Cerebromedullarfurche, von oben nach unten folgend. b. Hirn- und Medullarplatte, d. Dotterzellenmasse (Nahrungsdotter), e. Darmblatt, f. Darmhöhle, g. Wirbelsaite, h. Sinnesplatte (Augenanlage), i. Cerebromedullarfurche, in Fig. 77. 78 in die Darmhöhle übergehend, is. is'. is''. is'''. die vier inneren Kopf-

segmente, as. as'. as''. as'''. die vier lateralen Kopfsegmente, is*. as*. innere und laterale Segmentplatten und Segmente des Rumpfes, m. Grenzfurche der Oberhaut zwischen den beiden ersten lateralen Kopfsegmenten, n. Anlage der ersten Schlundfalte, o. Anlage der Grenzfalte am Boden des Vorderdarms, p. Verbindung von Oberhaut und Darmblatt im Bereiche der medianen Lücke des mittleren Keimblattes, s. s'. Segment- und Seitenplatte.

Tafel V.

Fig. 81—83. Querdurchschnitte durch den Kopf eines Embryo vom gleichen Alter wie in Fig. 76—80. a. Deckschicht der Oberhaut, a'. Kopfwulst, b. Hirnplatte, b'. Grundschicht der Oberhaut, d. Dotterzellenmasse (Nahrungsdotter), e. Darmblatt, f. Darmhöhle, g. Wirbelsaite, h. Sinnesplatte, i. Cerebromedullarfurche, is. as. erstes inneres und laterales Kopfsegment, is*. as*. erstes inneres und laterales Rumpfsegment, as'''. viertes laterales Kopfsegment, s'. Seitenplatte.

Fig. 84. Durchschnitt durch die Mitte des Rückens eines gleichen Embryo. d. f. g. s'. wie in Fig. 81—83, is*. as*. inneres und äusseres Rumpfsegment.

Fig. 85—87. Querdurchschnitte durch Kopf und Rumpf während der Schliessung der Cerebromedullarfurche, Bezeichnung wie in Fig. 81—84.

Fig. 88 — 97. Querdurchschnitte eines Embryo nach der Schliessung der Cerebromedullarfurche, von vorn nach hinten folgend; Fig. 88—91 Kopf, Fig. 92—94 Anfang und Mitte des Rumpfes, Fig. 95—97 Schwanzende und Rusconi'sche Oeffnung. a'. d. e. f. g. h. m. as. as'. as'''. as*. is. is'. is*. s'. wie vorher, a. Mittelhirn, b. (Fig. 88—90) Vorderhirn, b. (Fig. 97) Medullarplatte, zur Seite des Vorderendes der Rusconi'schen Oeffnung fortgesetzt, i. i'. Hirnhöhle, o. Anlage des Hirnanhangs, r. Rinne über der Verschmelzung der Kopf-Rückenwülste, hinten in die Rusconi'sche Oeffnung übergehend.

Tafel VI.

Fig. 98 — 104. Frontaldurchschnitte eines etwas älteren Embryo. b. Hirn, c. medialer Rand der Seitenplatte am Grunde der Schlundhöhle, d. Anlage des Haftorgans, e. (Fig. 100—102) erste Schlundfalte, e. (Fig. 103) Grenzfalte am Boden der Schlundhöhle, e'. zweite Schlundfalte, f. oberer

Theil des Vorderdarms, g. Wirbelsaite, i. Scheidewand der beiden Unterkieferwülste, l. Anlage der Mundbucht, m. Oberhautfalte an der Grenze der beiden ersten Kopfsegmente, x. Schlundhöhle mit der seitlichen Ausbuchtung in die Schlundfalte o und der vorderen Ausbuchtung oder der inneren Mundhöhle (irrthümlich ebenso bezeichnet wie das Parietalblatt p), y. Vordarm, v. Visceralblatt, p. Parietalblatt, r. Einbuchtung der Oberhaut über der Hirnnath, s. Seitenplatte, is—is'''. innere Kopfsegmente, as—as'''. laterale Kopfsegmente, is*. as*. innere und laterale Rumpfsegmente.

Fig. 105 — 107. Frontaldurchschnitte eines noch älteren Embryo. a. Vorderhirn mit der seitlichen Ausbuchtung der Augenanlage, b. Anlage der Geruchsplatte, e. Darmblatt, x. Verbindung des Vorderhirngewölbes mit der Oberhaut. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 98—104.

Fig. 108—118. Querdurchschnitte eines Embryo mit hervorsprossendem Schwanze. i. Mundbucht, p. Parietalblatt, u. Urnierenanlage, v. Visceralblatt, x. Schlundhöhle, is—is'''. as—as'''. innere und äussere Kopfsegmente, is*. as*. innere und äussere Rumpfsegmente, ias. laterale Verbindungsfalte der beiderlei Segmente. — Fig. 108. 109. Vorderkopf. a. Mittelhirn, a'. Basaltheil des Vorderhirns, b. Augenanlage, e. Vorderende der inneren Mundhöhle. — Fig. 110. Schnitt durch die erste Schlundfalte. b. Verbindung derselben mit der Oberhaut, g. Wirbelsaite, d. Haftorgan. — Fig. 111. Schnitt durch den Zungenbeinbogen. l. Membrana reuniens superior, h. Ohranlage, e. Darmblatt, s'. Seitenplatte mit breiter ventraler Lücke. — Fig. 112. Hinterende des Kopfes. s'. Seitenplatte, e. Darmblatt am Uebergange zum Vordarm (vgl. Fig. 102) schräg durchschnitten und daher scheinbar verdickt. — Fig. 113. Anfang des Rumpfes. s'. ungesonderter ventraler Schluss der Seitenplatten, y. Vordarm. — Fig. 114. Urnierengegend. h. Membrana reuniens superior, s. ungesonderter ventraler Schluss der Seitenplatten, f. Uebergang des Vordarms in den Mitteldarm, e. unterer Blindsack des Vordarms. — Fig. 115. Einige Schnitte weiter rückwärts. e. Mitteldarm. — Fig. 116. Hintere Hälfte des Rumpfes. e. Mitteldarm, s. s'. Segment- und Seitenplatte. — Fig. 117. Durchschnitt durch die Rusconi'sche Oeffnung. a. Rückenmark, b. Wirbelsaite, e. Hinterdarm, s. Segmentplatte. — Fig. 118. Durchschnitt durch die Schwanzanlage. a. Rückenmark übergehend in den Schwanzdarm e, s. Segmentplatte.

Tafel VII.

Fig. 119. 120. Tiefe Frontaldurchschnitte des vorderen Körpertheils. a. Haftorgan, b. vorderer Theil der Schlundhöhle, c. Vordarm,

d. Dotterzellenmasse (Nahrungsdotter), f. über der Grenzfalte zwischen b und c gelegene hintere Hälfte der Schlundhöhle, i. mediane Verbindung der Oberhaut und des Darmblattes, p. Parietalblatt, p'. Perikardialhöhle, v. Visceralblatt, s'. ventrale Reste der Seitenplatte im Zungenbeinbogen, as. as'. ventrale Enden der lateralen Segmente des Unterkiefer- und Zungenbeinbogens.

Fig. 121—126. Frontaldurchschnitte einer Larve aus dem Anfange der ersten Periode. gb. Gehörbläschen, e. Darmblatt, sf—sf''. die drei ersten Schlundfalten, s''. s'''. Seitenplatte des ersten und der folgenden Kiemenbögen, p. Parietalblatt, v. Visceralblatt, is—is'''. as—as'''. die vier inneren und äusseren Kopfsegmente, is*. as*. innere und äussere Rumpfsegmente. — Fig. 121. In der Höhe der Gehörbläschen. a. Vorderhirn, b. Rückenmark, g. innere Segmentblätter, m. Segmentkern (Rückenmuskulatur). — Fig. 122. In der Höhe der Wirbelsaite w. a. Vorderhirn, b. Augenblase, m. Segmentkern (Rückenmuskulatur). — Fig. 123. In der Höhe des Axenstranges vom Darmblatte l. a. Vorderhirn, b. Augenblase, d. Haftorgan, m. leistenförmige Vorsprünge der Oberhaut gegen die Schlundfalten, m'. dasselbe an der hinteren Kopfgrenze (Seitennerv? vgl. Fig. 251), n. Anlage des Facialis, g. inneres Segmentblatt, s*. Seitenplatte des Rumpfes. — Fig. 124. In der Höhe des Mitteldarmkanals. b. Uebergang desselben in die Schlundhöhle, f. innere Mundhöhle, i. mediane Scheidewand des Kiefertheils, m. Verbindung der Oberhaut mit der ersten Schlundfalte, u. Urnierenanlage. — Fig. 125. Unterhalb des Mitteldarmkanals. b. Mundhöhle, c. Vordarm, i. mediane Scheidewand des Kiefertheils. — Fig. 126. Unterhalb der Schlundhöhle. a. schräger Durchschnitt des Haftorgans, c. Blindsack des Vordarms, g. Perikardialhöhle.

Fig. 127—141. Querdurchschnitte einer Larve von gleichem Alter wie in Fig. 121—126. h. Membrana reuniens superior, h'. Membrana reuniens inferior, i. mediane Scheidewand des Kiefertheils, l. Axenstrang des Darmblattes, m. Muskelanlagen, p. Parietalblatt, v. Visceralblatt, gb. Gehörbläschen, is—is*. as—as*. wie in Fig. 121—126. — Fig. 127. Schnitt durch die Augenanlagen b. a. Vorderhirn. — Fig. 128. Durchschnitt des Unterkieferbogens. a. Vorderhirn, d. Haftorgan, e. Mundhöhle, n. Ganglion des Stammsegments (innere Portion des Gl. Gasseri). — Fig. 129. Ein weiterer Schnitt durch den Unterkieferbogen as. a. Mittelhirn, a'. Basaltheil des Vorderhirns, e und n wie vorher. — Fig. 130. Durchschnitt durch die 1. Schlundfalte e, welche mit der Oberhaut b verbunden ist, oben der zurückgedrängte obere Zipfel des 1. lateralen Segments as (äussere Portion des Gl. Gasseri), unten das vorgerückte untere Ende des Zungenbeinbogens as', durch die Lücke d noch vom Gegenstücke getrennt, w. Wirbelsaite, f. Schlundhöhle. —

Fig. 131. Im Bereiche des Zungenbeinbogens, mit seiner Muskelanlage m und Nervenanlage n (Ganglion des Facialis). d. wie in Fig. 130. — Fig. 132. Im Bereiche der 2. Schlundfalte e. g. der faltenförmige mediale Rand der Seitenplatte, durch die Lücke d noch vom Gegenstücke getrennt. — Fig. 133. Im Bereiche des 1. Kiemenbogens, welcher ausser der Seitenplatte s'' noch das 3. laterale Kopfsegment as'' (N. glossopharyngeus u. s. w.) enthält, die beiderseitigen Falten der Seitenplatte sind in g verbunden und vom Darmblatte e der Schlundhöhle so weit entfernt, dass dazwischen die Anlage der Herzhöhle o entsteht, v'. das vom Darmblatte abgelöste Endocardium, w. Wirbelsaite. — Fig. 134. Im Bereiche der 3. Schlundfalte e. f. Schlundhöhle, g. Rand der Seitenplatte zur Seite der medianen Lücke, o. Vorderwand des Blindsackes vom Vordarme oder der Leberanlage. — Fig. 135. Durchschnitt durch den Vordarm f, mit dem schräg durchschnittenen und daher unnatürlich breit erscheinenden 4. lateralen Kopfsegmente as''', welches rückwärts verschoben ist (vgl. Fig. 121—124). g. wie in Fig. 134. — Fig. 136. Ein weiterer Durchschnitt des Vordarms, auf welchem keine Kopfsegmente mehr sichtbar sind. f. Blindsack des Vordarms, e. Darmblatt, b. Gekrösefalte. — Fig. 137. Hintere Grenze des Vordarms. f. sein Uebergang in den Mitteldarm, f'. der Grund seines Blindsackes, e. Darmblatt in die Dotterzellenmasse d übergehend, a. Leiste der Oberhaut, in welche die Rückenflosse ausläuft, b. primäre Gekrösefalte (Urogenitalfalte), u. Urniere. — Fig. 138. Mitte des Rumpfes. x. Rückenflosse, b. wie in Fig. 137, u. Urnierengang. — Fig. 139. Hinterer Rumpftheil mit kontinuirlichem Zusammenhange der beiden Schichten der Segmente und der Seitenplatte und des Darmblattes mit seinem Axenstrange. — Fig. 140. In der Gegend der geschlossenen Rusconi'schen Oeffnung f. a. Rückenmark, b. Wirbelsaite, e. Hinterdarm, is. as. die beiden oben genannten Schichten des mittleren Keimblattes, x. wie in Fig. 138. — Fig. 141. Durchschnitt durch den Schwanz, dicht vor dem Uebergange des Rückenmarks a in den Schwanzdarm e. x. dorsale, f. ventrale Schwanzflosse.

Tafel VIII.

Fig. 142—144. Hirn einer Larve gegen das Ende der ersten Larvenperiode. Fig. 142 von der Seite, Fig. 143 von oben und in gestrecktem Zustande, Fig. 144 von unten gesehen. a. Vorderhirn, b. Mittelhirn, c. Hinterhirn, d. Grenze der beiden Gewölbehälften des Vorderhirns, e. Basaltheil desselben, f. Sehnervenplatte unter dem Mitteltheile des Vorderhirns, g. Hirnanhang, h. Vordergewölbe des Hinterhirns (kleines Hirn), i. Zirbel, k. mediane Ver-

bindungshaut des Vorderhirns, l. wulstige ventrale Verbindung beider Gewölbeseiten des Vorderhirns.

Fig. 145—147. Hirn einer Larve aus der zweiten Periode, Fig. 145 von der Seite, Fig. 146 von oben, Fig. 147 von unten gesehen. a—b. wie in Fig. 142—144, a'. hinteres Gewölbe des Vorderhirns, a''. vorderes Gewölbe desselben (Grosshirnhemisphären), a'''. solide Fortsätze der Grosshirnhemisphären, i. Wurzel des Zirbelstiels, k. mediane Spalte zwischen beiden Grosshirnlappen, l. verdickter Boden der ersten Hirnkammern als Fortsetzung des queren Wulstes vor der Sehnervenplatte (vgl. Fig. 144), m. Riechnervenhügel mit dem Tractus olfactorius, n. Gl. Gasseri und seine Wurzel, o. Ganglion des N. facialis und seine Wurzel, p. N. vagus, q. N. glosso-pharyngeus.

Fig. 148—150. Hirn einer fertig entwickelten Unke in den drei bezeichneten Ansichten. a—b. wie in Fig. 142—144, a'. a''. a'''. i—m. wie in Fig. 145—147, c'. Decke des Hinterhirns mit ihrem Gefässnetze, f'. Sehnerv, m'. Geruchsnerven, r. Hirnlücke mit dem Adergeflechtknoten.

Fig. 151. Dasselbe Hirn wie in Fig. 149, auseinandergezogen und nach Entfernung der Adergeflechte und der Zirbelwurzel. a''. Paarige Hirnkammern durch eine punktirte Linie angedeutet, b. Gewölbehöhlen des Mittelhirns ebenso angedeutet, c. Rautengrube des Hinterhirns, h. das Vordergewölbe desselben (Kleinhirn), i. durch das Herausreissen der Zirbelwurzel entstandene Lücke, r. vordere Hirnlücke.

Fig. 152. Die verdickten Hirnhauttheile (a, b) zwischen den Grosshirn- und Mittelhirngewölben mit den daran befestigten Adergeflechten r und c (vgl. Fig. 149). i. Durchtrittsstelle des Zirbelstiels durch die Hirnhäute.

Fig. 153. Mediandurchschnitt der Mundhöhle und Mundbucht mit ihrer Umgebung von einem Kaninchenembryo. a. Durchschnitt der anatomischen Vorderhirnbasis, c. Basis des Hinterhirns, d. innere Mundhöhle, e. umgebogener Theil der embryonalen Hirnbasis, g. Oberhaut, g'. Tasche derselben zwischen Mundhöhle und Hirnbasis, Anlage des Hirnanhangs, h. mittlerer Schädelbalken Rathke's, i. Umriss der in der Medianebene noch getrennten Unterkieferwülste.

Fig. 154. Dasselbe von einem älteren Kaninchenembryo, nach dem Durchbruch der inneren Mundhöhle in die Mundbucht, wodurch die Anlage des Hirnanhangs in die Tiefe der sekundären Mundhöhle gelangt. k. Wirbelsaite mit ihrer Scheide, die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 153.

Fig. 155. Querdurchschnitt des Rückenmarks einer jungen Larve (vgl. Fig. 241). a. Anlage der grauen Masse, b. Anlage der weissen Masse, c. Centralkanal des Rückenmarks, d. inneres Segmentblatt, e. Muskelplatte, f. Gallertkörper der Wirbelsaite, g. innere Scheide derselben.

Fig. 156. Frontaldurchschnitt des Rückenmarks einer älteren Larve der ersten Periode (vgl. Fig. 314—319), Bezeichnung wie in Fig. 155.

Fig. 157. Die den Centralkanal des Rückenmarks begrenzenden Zellen. a. die inneren, b. die auswärts gekehrten Enden.

Fig. 158. Querdurchschnitt einer Augenanlage mit beginnender Linsenbildung. a. Deckschicht der Oberhaut, b. Grundschicht derselben, b'. Anlage der Linse, c. Anlage der Netzhaut, d. Pigmentepithel, e. Kanal des Sehnerven, f. Hirn, g. interstitielles Bildungsgewebe.

Fig. 159. Querdurchschnitt eines älteren Auges. a—e. wie in Fig. 158, g. Anlage des Glaskörpers, i. Anlagen der Stäbchen und Zapfen.

Fig. 160. Tiefer Frontaldurchschnitt des Auges, a. c. d. wie vorher. g. Anlage des Glaskörpers in der Augenspalte.

Fig. 161. Querdurchschnitt des Auges mit freier Linse. a. c. d. g. wie vorher, b'. Linsenkörper, b''. Linsenepithel, h. Linsenhöhle, k. Anlage der Bindehaut und Hornhaut.

Fig. 162. Aeussere Netzhautschicht, Bezeichnung wie in Fig. 159.

Fig. 163. Durchschnitt der ersten Verbindung von Hirn (a) und Geruchsplatte (b). c. interstitielles Bildungsgewebe mit Dotterbildungszellen d.

Tafel IX.

Fig. 164. Mediandurchschnitt durch die hintere Schädelbasis und den Anfang der Wirbelsäule einer grossen Larve. a. Gallertkörper der Wirbelsaite, b. innere Chordascheide, c. Sattelgrube, d. knorpelige Bauchseite der äusseren Chordascheide der Schädelbasis, e. häutige Dorsalseite derselben Scheide in der Mitte der Schädelbasis, rückwärts in eine dickere Knorpelplatte f übergehend, g. nicht knorpeliger Uebergang dieser Platte in den epichordalen Knorpel der 1. Wirbelanlage, Homologon eines Intervertebralwulstes, h. h'. vertebrale epichordale Knorpelplatten der beiden ersten Rumpfwirbel, i. i'. Anlagen der epichordalen Intervertebralwülste, k. gleichmässig fortlaufende Bauchseite der äusseren Chordascheide.

Fig. 165. Mediandurchschnitt der gleichen, aber weiter entwickelten Theile, Bezeichnung wie in Fig. 164. m. ventraler Deckknochen der Schädelbasis.

Fig. 166. Die gleichen Theile nach der Larvenmetamorphose, Bezeichnung wie in Fig. 165. 166. a'. vertebrale Chordareste theilweise verknorpelnd, e. Stelle, wo die Wirbelsaite vor ihrem Schwunde an der Oberseite der Schädelbasis hervortrat.

Fig. 167—170. Querdurchschnitte der hinteren Schädelbasis. a. Wirbelsaite, b. knorpelige Theile der äusseren Chordascheide, b'. häutige Theile derselben, c. Seitenplatten der Schädelbasis. — Fig. 167. Vorderende der Wirbelsaite. d. Ganglion des Facialis, e. Basis der Ohrkapsel. — Fig. 168. Mitte der Schädelbasis. d. Kanal des Acusticus, e. wie in Fig. 167. — Fig. 169. Hintere Hälfte der Schädelbasis, mit der Innenwand der Ohrkapsel und ihrer Basis (e) kontinuirlich verbunden. — Fig. 170. Hinterende der Schädelbasis. d. freie Vorderseite des ersten Rumpfwirbelbogens, e. Gefässlichtung in der harten Hirnhaut.

Fig. 171. Querdurchschnitt einer Rumpfwirbelanlage desselben Embryo. a. b. b'. e. wie in Fig. 170, c. Wirbelbogen, d. Rippenfortsatz, h. Fortsetzung des Periosts, zwischen den dorsalen Theilen der Wirbelbögen ausgespannt, i. Centralkanal des Rückenmarks, k. Rückenmark, l. Dura mater, n. Pia mater.

Fig. 172. Querdurchschnitt durch einen intervertebralen Theil derselben Wirbelsäule aus der vorderen Rumpfhälfte. a. Wirbelsaite, b. Intervertebralwulst, b'. untere häutige Theile der äusseren Chordascheide, c. queres Schlussstück des vorangehenden Wirbelbogens, e. Gefässlichtung, f. Rückenast des Spinalnerven, g. Ganglion desselben, g'. hintere Wurzel dess., g''. Stamm dess., h. vordere Wurzel dess., i. Centralkanal des Rückenmarks, k. hinteres Horn der grauen Rückenmarksmasse, l. Dura mater, n. Pia mater, r. N. sympathicus, s. Aortenwurzel, t. Speiseröhre.

Fig. 173—176. Querdurchschnitte der hinteren Schädelbasis aus einer älteren Larve als in Fig. 167—172. a. Wirbelsaite, a'. innere Chordascheide, b. knorpelige Theile der äusseren Chordascheide, b'. häutige Theile derselben, c. Seitenplatten der Schädelbasis. — Fig. 173. 174. Vordere Hälfte der hinteren Schädelbasis. d. Ohrkapsel, e. Basis derselben. — Fig. 175. Hintere Hälfte derselben Schädelbasis. — Fig. 176. Hinterrand derselben. d. freie Vorderseite des 1. Rumpfwirbelbogens, e. Gefässlichtung, f. Durchschnitt des schräg aufsteigenden hinteren Schädelwirbelbogens, g. Knochenrinde.

Fig. 177. Vertebraler Querdurchschnitt derselben Wirbelsäule. a. a'. b. b'. wie in Fig. 173—176, c. Wirbelbogen, d. Rippenfortsatz, e. Gefäss-

lichtung, g. Knochenrinde, h. häutige Fortsetzung derselben, ausgespannt zwischen den dorsalen Theilen des Wirbelbogens, l. Dura mater.

Fig. 178. Intervertebraler Durchschnitt derselben Wirbelsäule. a. a'. b'. wie vorher, b. Intervertebralwulst, g. Spinalnervenstamm, l. Dura mater, n. Pia mater, r. N. sympathicus.

Fig. 179. Vertebraler Querdurchschnitt derselben Wirbelsäule hinter dem 9. Wirbel. a. Wirbelsaite, a'. innere Chordascheide, b. epichordaler Knorpel der äusseren Chordascheide, b'. häutige Seitentheile derselben, c. Wirbelbogenbasis, c'. Schlussstück des Wirbelbogens, f. hypochordaler Knorpel.

Fig. 180. Querdurchschnitt der hinteren Hälfte des Steissbeins während der Larvenmetamorphose. a. atrophische Wirbelsaite, b. ihre äussere Scheide, übergehend in den Periostalknochen des hypochordalen Knorpelstabs f, o. Schwanzaorta, p. Mündungsstück der Harnleiter, s. Kloake.

Tafel X.

Fig. 181. Aus einem Frontaldurchschnitt des Kopfes (Fig. 314). a. Wirbelsaite, a'. innere Chordascheide, b. äussere Chordascheide im Durchschnitt, b'. äussere Chordascheide von der Fläche, c. erster Wirbelbogen des Kopfes, d. interstitielles Bildungsgewebe, e. verdünnte Vorderhirnbasis, f. graue Masse des Vorderhirns, g. Höhle des Basaltheils desselben, h. hinterer Theil der weissen Masse zwischen dem Basaltheil und dem Mitteltheil des Vorderhirns (vgl. Fig. 314—316), i. Gefässanlage, k. fertiges Gefäss, l. R. communicans posterior art. carotidis, m. Ursprung der Mm. recti des Auges.

Fig. 182. Mediandurchschnitt der Chordaanlage a, b. anliegendes Darmblatt.

Fig. 183. Gleicher Durchschnitt einer älteren Chordaanlage. a. b. wie in Fig. 182, a'. Lakunen der Chordazellen, b'. Axenstrang des Darmblattes.

Fig. 184. Noch ältere Chordaanlage mit den vergrösserten und vermehrten Lakunen a'.

Fig. 185. Beinahe fertige Wirbelsaite im Durchschnitt. a. ein Fach des Gallertkörpers, b. Verbindung dreier Scheidewände, c. protoplasmatische Rindenschicht, nach aussen von der inneren Chordascheide umschlossen, d. äussere Chordascheide.

Fig. 186. Vollständig entwickelte Wirbelsaite, Bezeichnung wie in Fig. 185.

Fig. 187. Anlage der äusseren Chordascheide a von der Fläche gesehen. b. Anlage eines Spinalnervenstammes.

Fig. 188. Wirbelbogenanlage des Rumpfes b auf der äusseren Chordascheide a aufsitzend, von oben gesehen; der Gallertkörper scheint in netzförmiger Zeichnung durch.

Fig. 189. Eine grössere Wirbelbogenanlage mit beginnender Knorpelzellenbildung, Bezeichnung wie in Fig. 188.

Fig. 190. Knorpelzellenbildung in der vorderen Schädelbasis. a. freie, vielfach in Theilung begriffene Kerne, b. neugebildete Zellen gleich nach der Entstehung, c. fertige Knorpelzellen.

Fig. 191. Sagittaldurchschnitt eines Intervertebralwulstes. a. Wirbelbogenbasis, b. Perichondrium, c. äussere Chordascheide, c'. Höhe des Intervertebralwulstes.

Fig. 192. Querdurchschnitt des 3. Wirbels. a. Wirbelsaite, b. Wirbelkörperkern (äussere Chordascheide), c. Wirbelbogen, mit der Basis c' und dem oberen Theil c'', d. Querfortsatz, e. Anlage des Rippengelenks, f. Rippe mit dem knorpelig bleibenden Ende g und der verdickten Basis h, i. (h. irrthümlich zum zweiten Mal angegeben) verknöcherte Fortsetzung des Periosts am dorsalen Theile des Wirbelbogens (vgl. Fig. 171. 177).

Fig. 193. Unteres Mittelstück desselben Durchschnitts stärker vergrössert. a. Wirbelsaite in der Verknorpelung begriffen, a'. innere Chordascheide, b. Knorpel des Wirbelkörperkerns (äussere Chordascheide), b'. b''. verknöchernde Theile dieses Knorpels, c. Knorpel der Wirbelbogenbasis, links mit einigen leeren Knorpelzellenkapseln, g. Periostalknochen, bei g' im Uebergange in den Knorpel, h. ventraler Theil der äusseren Chordascheide, seitlich in das Periost des Wirbelbogens übergehend.

Fig. 194. Frontaldurchschnitt der Wirbelsäule einer Tritonlarve, dicht über der Oberseite eines Wirbelkörpers. a. vertebraler Abschnitt der knöchernen äusseren Chordascheide, a'. Intervertebralwulst, b. Wirbelbogenbasis, c. Perichondrium und Periost.

Fig. 195. Ein tieferer Frontalschnitt derselben Wirbelsäule. a. Durchschnitt der vertebralen Knochenhülse (äussere Chordascheide), übergehend in den weichen Intervertebralwulst a', b. Wirbelbogenbasis, c. interstitielles Bildungsgewebe, e. innere Chordascheide, e'. protoplasmatische Rindenschicht der Wirbelsaite, f. Muskeln, g. Gallertkörper der Wirbelsaite.

Tafel XI.

Fig. 196. Mediandurchschnitt des hinteren Theils der Wirbelsäule zu Ende der Larvenmetamorphose. a. Umriss des Rückenmarksendes, b. b'. vertebrale Chordareste des 8. und 9. Wirbels, b''. Wirbelsaite des künftigen Steissbeins, theilweise verknorpelnd, c.—c'''. vertebrale Körpertheile des 8.—11. Wirbels, dahinter noch die Anlage eines 12. Wirbelkörpers, d.—d'''. 8.—11. Intervertebralwulst, dahinter noch die Andeutung eines zwölften, e. hypochordaler Knorpelstab, e'. Periostalknochen desselben, g. Durchschnitte des 8.—11. Wirbelbogens, h. häutig-knöcherne dorsale Verbindungen der Wirbelbögen als Fortsetzungen ihres Periostalknochens, h'. dasselbe im Bereiche des rudimentären 12. Wirbelbogens.

Fig. 197. Querdurchschnitt durch die Mitte des Rumpfes einer Larve aus der 1. Periode (vgl. Taf. XV). a. graue Masse des Rückenmarks, b. weisse Masse desselben, c. longitudinale Verbindungen derselben mit der äusseren Cuticula, d. Centralkanal des Rückenmarks, dessen oberer Theil bereits zusammengefallen ist, e. dorsales Blutgefäss, f. Wirbelbogenanlage, g. Muskelplatte, h. Gallertkörper der Wirbelsaite, i. protoplasmatische Rindenschicht derselben mit der inneren Chordascheide, k. Anlage der äusseren Chordascheide, l. Axenstrang des Darmblattes, m. Aorta, n. Visceralblatt, n'. Parietalblatt, o. Nierenanlage, p. Urnierengang, s. Stammvene, t. interstitielles Bildungsgewebe des Retroperitonealraums, v. Darmblatt.

Fig. 198. Aehnlicher Durchschnitt einer etwas älteren Larve, der obere Theil aus zwei Durchschnitten, einem vertebralen rechts und einem intervertebralen links zusammengesetzt. a. b. g. h. i. k. l. m. n. n'. o. p. s. v. wie in der Fig. 197, e. Anlage der Dura mater, e'. interstitielles Bildungsgewebe zwischen jener und den Muskeln, f. Wirbelbogenanlage, f'. Spinalganglion, x. y. z. verschiedene Lagen der Fibrillenmasse in den Muskelfasern.

Fig. 199. Sagittaldurchschnitt eines Segments b mit noch indifferenten Embryonalzellen. a. Darmblatt vom Segment eingedrückt, daher an den Segmentgrenzen a' in queren Kanten hervortretend.

Fig. 200. Aehnlicher Durchschnitt nach der Streckung der Zellen des Segmentkerns.

Fig. 201. Stück aus dem Sagittaldurchschnitte eines etwas älteren Segments. b. Muskelzellen, c. Bildungszellen an den Segmentgrenzen (Sehnenanlagen).

Fig. 202. Muskelzellen. a. im Zusammenhange des Segments, b. isolirt (aus Durchschnitten gehärteter Objekte).

Fig. 203. Segmentale Muskelzellen (Muskelfaseranlage), a. aus einer gehärteten Larve isolirt, b. frisch isolirte einkernige Muskelfaser.

Fig. 204. Muskelfasern des Schwanzes. a. eine etwas längere Faser mit der Sehnenanlage a', b. ganz kurze Muskelfasern mit ihren Sehnenanlagen b'.

Fig. 205. Querdurchschnitt von segmentalen Muskelfasern nach der Theilung des Kerns. a. Fibrillenmasse, ungetheilt oder mehrfach in longitudinale Stränge zerklüftet, b. Sarcolemma, c. Kerne, zum Theil zwischen die Fibrillenstränge verschoben.

Fig. 206. Aus einem Segmentstreifen der inneren Segmentschicht oder der Anlage des mittleren Bauchmuskels. a. theilweise isolirte Muskelzellen, a'. mehre zu einer Muskelfaseranlage verschmolzene Zellen, b. intersegmentale Sehnenanlagen, c. Pigmentzellennetz.

Fig. 207. Muskelfaserbildung im M. ileo-lumbaris. a. in der Verschmelzung zu kontinuirlichen Zellensträngen (b) begriffene Bildungszellen, b'. kortikale Fibrillenmasse der sich umbildenden Muskelfaser.

Fig. 208. Stück eines Querdurchschnittes der Ohrgegend einer sehr jungen Larve (vgl. Taf. VII). a. Darmblatt der Schlundhöhle, b. Epithel des Ohrbläschens, c. Oberhaut, d. kompakte Seitenplatte des ersten Kiemenbogens, e. erste Entstehung des interstitiellen Bildungsgewebes.

Fig. 209. Interstitielles Bildungsgewebe an der Aussenfläche des Hirns.

Tafel XII.

Fig. 210. Mediandurchschnitt der Aortenanlage, sodass man die konkave Innenfläche einer Hälfte übersieht. a. medianer Durchschnitt der netzförmigen Gefässwand b.

Fig. 211. Intercelluläre Gefässanlagen des interstitiellen Bildungsgewebes (Membrana reuniens superior). a. Halbvaskularisirte Zellenstränge, a'. deren spitze, scheinbar freie Enden, b. Fadennetze, c. d. farblose und pigmentirte Zellen des übrigen Bildungsgewebes.

Fig. 212. Kapillarbildung an der Hirnbasis. a. Art. basilaris, b. mit ihr verbundenes Kapillarnetz, b'. ein in dasselbe eingedrungenes Blutkörperchen, c. noch nicht vaskularisirtes Zellennetz.

Fig. 213. Das Schwanzende einer Larve aus dem Anfang der 2. Periode nach Entfernung der Oberhaut. a. Wirbelsaite, b. Rückenmark, c. Schwanzaorta, d. d'. untere Schwanzvene, e. bogenförmige Uebergänge der

Aorta in die Venen, f. obere Schwanzvene, mit dem Ast f' scheinbar blind auslaufend, g. beginnendes Extravasat, h. mit den Gefässen verbundene Zellennetze, i. die Gefässe direkt verbindende Zellenstränge, l. untere Lymphgefässstämme, l'. oberer Lymphgefässstamm, m. mit demselben verbundene Zellennetze, n. scheinbar freie Enden der Lymphgefässe, o. Anlagen von bogenförmigen Seitenbahnen derselben, p. Anlagen von Nervenverzweigungen, r. scheinbar freie verzweigte Zellen des interstitiellen Bildungsgewebes (Sternzellen).

Fig. 214. Anlage eines Spinalganglions auf einem Sagittaldurchschnitt gesehen. a. Innenseite der Muskelplatte, b. Spinalganglion mit dem oberen Ende (hintere Nervenwurzel), b'. unteres Ende desselben (Nervenstamm).

Fig. 215. Ganglion des Vagus aus dem Anfange der 2. Larvenperiode. a. das Ganglion, b. zwei Aeste desselben, c. Ganglienzellen, d. freie Kerne, e. Zwischensubstanz mit Nervenfasern und Umbildungskugeln.

Fig. 216. Stück aus dem N. nasalis einer etwas älteren Larve. a. Nervenstamm, b. Zweige desselben, c. eingelagerte Ganglienzellen, d. den Zellen angefügte und mit ihnen theilweise schon verschmolzene Kerne mit langen Fortsätzen.

Fig. 217. Sagittaler Anschnitt eines schräg gelagerten Spinalganglions während der Metamorphose. a. a'. grössere und kleinere freie Ganglienzellen, b. bereits mit Fortsätzen versehene Ganglienzellen, c. markhaltige Nervenfaser, d. Zwischensubstanz mit feinen Nervenfäden.

Fig. 218. Ganglienzellen des N. sympathicus aus derselben Zeit. a. Ganglienzelle, a'. Fortsätze einer solchen, b. Verbindungen des Zellprotoplasmas mit der Membran, c. Zwischensubstanz.

Fig. 219. Endzweige des N. nasalis aus der 1. Larvenperiode, aus einigen gestreckten Embryonalzellen bestehend.

Fig. 220. Nervengeflecht des Schwanzes einer älteren Larve. a. Nervenstämmchen, b. freie Nervenzweige, mit Zellennetzen verbunden.

Fig. 221. Etwas zerfaserter Ast des N. maxillaris superior einer jungen Larve. a. Nervenstamm, b. abgelöste Fasern mit eingelagerten Kernen, c. Nervenscheide.

Fig. 222. Einzelne Nervenfasern verschiedener Larven. a. mit beginnender, b. c. mit vorgeschrittener Markbildung, b'. homogene Fortsetzung einer markhaltigen Nervenfaser.

Tafel XIII.

Fig. 223—226. Querdurchschnitte eines Larvenkopfs, im Anschlusse an Fig. 127 u. flg. — Fig. 223. Nasengegend. vh. Vorderhirn, gp. Geruchsplatte, is. erstes Stammsegment. — Fig. 224. Augengegend. vh. Vorderhirn, mh. Mittelhirn, a. Augenblase, is. as. erstes inneres und äusseres Segment, i. mediane Scheidewand des Kiefertheils, l. Anlage des Hirnanhangs, m. Mundbucht. — Fig. 225. Ohrgegend. hh. Hinterhirn, gb. Ohrbläschen, sh. Schlundhöhle, e. Darmblatt, is. 2. Stammsegment des Kopfes, m. Muskelanlage desselben, w. Wirbelsaite, p. Parietalblatt, p'. Perikardialhöhle, v. Visceralblatt, v'. Endocardium. — Fig. 226. Gegend des 3. Kopfsegments (as). e. m. p. p'. v. v'. w. wie in Fig. 225, l. Axenstrang des Darmblattes, h. Herzhöhle.

Fig. 227—245. Querdurchschnitte einer etwas älteren Larve der 1. Periode. — Fig. 227. 228. Nasengegend. vh. Vorderhirn, a. Zirbel, gp. Geruchsplatte, m. Mundbucht, is. as. erstes inneres und äusseres Kopfsegment. — Fig. 229. Durchschnitt durch den vordersten Theil der Augenblase a. i. Scheidewand des Kiefertheils, l. Anlage des Hirnanhangs, m. is. as. wie vorher. — Fig. 230. Augengegend. a. Augenblase, a'. Linsenanlage, e. innere Mundhöhle, l. is. as. wie vorher, m. Muskelanlage des Unterkiefers. — Fig. 231. Durchschnitt des ganzen Unterkieferbogens. vh. Vorderhirn, mh. Mittelhirn, a. Anlage der Netzhaut, a' der Linse, b''. des Pigmentepithels, f. innere Mundhöhle, h. Haftorgan, is. 1. Stammsegment, as. Unterkieferbogen, m. m'. m''. Anlagen des M. pterygoideus, M. temporalis, M. submentalis. — Fig. 232. Durchschnitt der 1. Schlundfalte. h. vh. mh. wie in Fig. 231, is. Ganglion des N. nasalis, as. Ganglion der Kiefernerven, s'. vorgerücktes ventrales Bildungsgewebe (Seitenplatte) des Zungenbeinbogens, sh. Schlundhöhle, b. 1. Schlundfalte, t. hinterster Zipfel der Schilddrüsenanlage. — Fig. 233. Zungenbeinbogen. hh. Hinterhirn, as. oberes Ende der Kiefernervenanlage, nl. Anlage des vorderen Seitennerven, w. Wirbelsaite, is'. 2. Stammsegment, as'. Zungenbeinbogen mit der Nervenanlage n (N. facialis) und der Muskelanlage m, v. Vorderende des Perikardialsacks. — Fig. 234. 1. Kiemenbogen kb. hh. Hinterhirn, gb. Ohrbläschen, na. N. acusticus, m. Muskeln des 3. Stammsegments, as''. 3. laterales Kopfsegment, p. Parietalblatt, p'. Perikardialhöhle, v. Visceralblatt, h. Herzhöhle, a. 1. Aortenbogen, a'. Umbiegung desselben zur Aortenwurzel, ab. A. basilaris. — Fig. 235. 2. Kiemenbogen kb. as''. oberes Nervenende (N. glossopharyngeus) des 3. lateralen Kopfsegments, as'''. erster Strang des 4. lateralen Kopfsegments, h. Herzhöhle, a. primitive Aortenwurzel, e. Axenstrang des Darmblattes. — Fig. 236. 3. Kiemenbogen kb. mr. Membrana reuniens superior

as'''. zweiter Strang des 4. lateralen Kopfsegments, a. Aortenwurzel, p. Parietalblatt, v. Visceralblatt (Venenende des Herzschlauchs) auf die Vorderfläche der Leberanlage übergehend v'. — Fig. 237. Hintere Kopfgrenze. as'''. dorsale Enden der hinteren Stränge des 4. lateralen Kopfsegments, s. Vorderrand der Segmentschichten, p. p'. v. wie in Fig. 234, dv. Dottervene, l. Leberanlage, av. primitive Wirbelarterie. — Fig. 238. 239. Gegend des Vordarms vd. l. Anlage der Leber (Fig. 238) und des primitiven Leberstiels (Fig. 239), mr. Membrana reuniens superior, nl. N. lateralis, is. Stammsegment des Rumpfes mit der Muskelplatte m und weiter abwärts innere Segmentschicht, as. laterales Segment abwärts in die äussere Segmentschicht auswachsend, p und v wie in Fig. 237, s'' ungesonderter ventraler Theil der Seitenplatte, gf. primitive Gekrösefalte als Uro-Genitalfalte, u. Urnierenanlage, vj. V. jugularis communis, dc. Ductus Cuvieri, dv. Dottervene. — Fig. 240. Uebergang des Vordarms in den Mitteldarm. vj. u. dc. wie in Fig. 239, gb. Anlage der Gallenblase, v. v'. innere Schichten des Visceralblattes (Faserschicht des Darms und Dottergefässschicht), gk. Anlage des Gefässknäuels der Urniere. — Fig. 241. Mitte des Rumpfes. mr. (statt m) obere Verbindungshaut (Rückenflosse), is. Anlage des Spinalganglions, is'. unterer Theil des inneren Segmentblattes, m. Muskelplatte, as. laterales Segment, ias. untere Verbindungsfalte der beiderlei Segmente, gf. Gekrösefalte, u. Urnierengang, d. Dotterzellenmasse, vd. Uebergang des Mitteldarms in den Hinterdarm. — Fig. 242. 243. Durchschnitte des Afterdarms. hd. Hinterdarm dicht vor der Theilung in den Schwanzdarm sd und den Afterdarm ad, s'. Seitenplatte, m. stark gebogene Segmente, sodass mehre Durchschnitte derselben in einen Körperdurchschnitt fallen. — Fig. 244. After ad. sd. Schwanzdarm, l. Axenstrang des Darmblattes, s. Seitenplatte, f. dorsale Schwanzflosse. — Fig. 245. Durchschnitt des Schwanzes. f. f'. dorsale und ventrale Schwanzflosse; die übrigen Theile, Rückenmark, Wirbelsaite, Axenstrang des Darmblattes, Schwanzdarm und Segmente sind aus den vorangehenden Durchschnittsbildern erkennbar.

Tafel XIV.

Fig. 246—250. Frontaldurchschnitte des Vorderkörpers. — Fig. 246. In der Höhe des Rückenmarks. vh. Vorderhirn, a. Anlage der Zirbel, hh. Hinterhirn, gb. Gehörbläschen, is. as. Nervenanlagen des 1. inneren und äusseren Kopfsegments, b. interstitielles Bildungsgewebe des ersteren, as'. as''. as'''. 2.—4. laterales Kopfsegment, is*. as*. innere und äussere Segmente des Rumpfes. — Fig. 247. 248. In der Höhe des oberen Theils der Schlundhöhle sh. vh. Vorderhirn mit dem Basaltheil a und Gewölbetheil b. c. Augenblase,

c'. Linsenanlage, gp. Geruchsplatte, l. Hirnanhang, is. 1. Stammsegment, as—as'''. laterale Kopfsegmente, m. Muskelanlagen, n. Nervenanlagen derselben, s''—s''''. Seitenplatte der Kiemenbögen, an der hinteren Kopfgrenze in das Parietal- und Visceralblatt des Rumpfes p. v. übergehend, ias. hinabwachsende Segmentschichten, u. Urniere, u'. Urnierengang, e. Darmblatt, mh. Mundhöhle, sf—sf'''. die vier ersten Schlundfalten, vd. Vordarm. — Fig. 249. In der Höhe der Grenzfalte des Schlundhöhlenbodens, deren theilweise Abtragung die Herzhöhle h eröffnet. v. Visceralblatt (Herzwand), p. Parietalblatt, p'. Perikardialhöhle, s'. vorderer Zusammenfluss jener beiden Blätter, as. Unterkieferbogen, as'. Zungenbeinbogen, m. deren Muskelanlagen, mh. Mundhöhle, mb. Mundbucht, l. Leberanlage, d. Dotterzellenmasse, dv. Dottervene. — Fig. 250. In der Höhe des Herzschlauchs h. as. as'. p. p'. v. l d. wie in Fig. 249, s'. ventrale Seitenplatte des Zungenbeinbogens, sd. Scheidewand des Unterkieferbogens, rückwärts in Verbindung mit der Schilddrüsenanlage, e. Darmblatt, ec. Endocardium, g. Grenzeinschnürung zwischen der Leberanlage und der Dotterzellenmasse.

Fig. 251—253. Aehnliche Frontaldurchschnitte einer wenig älteren Larve. — Fig. 251. vh. a. b. c. c'. gp. sh. wie in Fig. 247. 248, is—is*. as—as*, gb. wie in Fig. 246, nl. N. lateralis, ax. Axenstrang des Darmblattes. — Fig. 252. sd. as. as'. s'. p. p'. v. h. l. d. wie in Fig. 250, g. Haftorgan. — Fig. 253. g. g'. schräger Durchschnitt des Haftorgans und der darunterliegenden Grundschicht, as. Bildungsgewebe des Zungenbeinbogens, s'. äussere Bildungszellen des Parietalblattes p, k. Falte desselben auf den Visceralblattüberzug der Leber vorgeschoben, dv. Dottervene, die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 252.

Fig. 254—256. Frontaldurchschnitte einer noch älteren Larve. — Fig. 254. mb. Mundbucht, mh. Mundhöhle, sh. Schlundhöhle, sf—sf''''. die fünf Schlundfalten, vd. Vordertheil des Vordarms (Lungendarm) mit der Andeutung der Lungenanlagen, bd. Anlage der Bauchspeicheldrüse, d. Dotterzellenmasse, as. Unterkieferbogen, as'. Zungenbeinbogen, m. n. Muskel- und Nervenanlagen derselben, k—k''. die drei ersten Kiemenbögen mit den Gefässen innerhalb der Seitenplatte s'', as'''. letzter Strang des 4. lateralen Kopfsegments, links schwächer und noch unmittelbar übergehend in die äussere Segmentschicht des Rumpfes as*, is*. die innere Segmentschicht, u. Urniere, p. Parietalblatt, v. Visceralblatt, dv. Dotterdarmgefässanlage. — Fig. 255. sd. Schilddrüsenanlage, as. tiefste Muskelanlage des Unterkieferbogens, as'. dasselbe vom Zungenbeinbogen (M. subhyoideus), s'. ventrale Seitenplatte des letzteren (Anlage der grossen Zungenbeinhörner), sf'. 2. Schlundfalte, k. erste Aussenkieme, p. Parietalblatt, v. Visceralblatt, h. Venensack und Anfang des Vorhofs, h'. Herzkammer, dc. Ductus Cuvieri, dv. Dotterdarmgefässe, vj. V. jugularis inferior, l. primitiver Leberstiel,

e. Darmblatt, d. Dotterzellenmasse. — Fig. 256. g. Haftorgan, as. lockeres Bildungsgewebe des Unterkiefer- und Zungenbeinbogens, h. Uebergang der Herzkammer in den Vorhof, p. Perikardialhöhle, p. v. d. wie in Fig. 255, l. Leberanlage, lv. ihre peripherischen Gefässanlagen.

Fig. 257—265. Querdurchschnitte des Vorderkörpers. — Fig. 257. mh. Mittelhirn, gm. wm. graue und weisse Hirnmasse, vh. Basaltheil des Vorderhirns, a. eingestülpte Augenblase, a'. Linse, a''. Gefäss am Eingange in den Glaskörperraum, l. Hirnanhang, g. Haftorgan, is. Stammsegment mit der Augenmuskelanlage, as. Unterkieferbogen mit seinen Muskeln m. m'. m''. (M. pterygoideus, temporalis, submentalis), mh. Mundhöhle. — Fig. 258. hh. Hinterhirn, ab. A. basilaris, ac. A. carotis, is. Ganglion des N. nasalis, as. Ganglion der Kiefernerven, mh. Mundhöhle, sf. unteres Ende der 1. Schlundfalte, sd. Schilddrüsenanlage. — Fig. 259. ias. oberes Ende des Gl. Gasseri, as'. Zungenbeinbogen mit seinen Muskeln m', ab. Gefässbogen desselben, ac. A. carotis, sh. Schlundhöhle. — Fig. 260. mr. Membrana reuniens superior, gb. Ohrbläschen, na. N. acusticus, ax. Axenstrang des Darmblattes, sf''. 3. Schlundfalte, k. 1. Kiemenbogen, s'. unter die Schlundhöhle auswachsende Seitenplatte desselben, is*. am Perikardialsack vorwachsende innere Segmentschicht des Rumpfes (Mm. sterno-, genio-hyoideus), p'. Perikardialhöhle, h. Herz, ab. A. basilaris, ab'. 1. Aortenbogen, ac. A. carotis dicht vor ihrer Abzweigung, ab''. 2. Aortenbogen. — Fig. 261. as'''. Nervenanlage des 4. lateralen Kopfsegments, ab'. ab''. 1. und 2. Aortenbogen, sf'''. sf''''. die beiden letzten Schlundfalten, vd. Uebergang der Schlundhöhle in den Vordarm, p. Parietalblatt, v. Visceralblatt, p'. is*. wie in Fig. 260, sv. Venensack, va. Bauchvene, l. Leber. — Fig. 262. as'''. p. v. is*. l. sv. wie in Fig. 261, nl. nl'. oberer und unterer Seitennerv, a. Aorta, gf. Gekrösefalte, vd. Vordarm (Lungendarm), vp. Verbindung des Parietal- und Visceralblattes, dc. Ductus Cuvieri, lv. Lebergefässe. — Fig. 263—265. as*. is*. äusssere und innere Segmentschicht, s'. ventraler noch ungesonderter Theil der Seitenplatte, u. Urniere, gk. deren Gefässknäuel, vj. V. jugularis, vc. Stammvene, dv. Dottervene, d. Dotterzellenmasse, bd. Anlage der Bauchspeicheldrüse, g. Blutinseln, ph. Bauchhöhle, nl. a. v. p. vd. l. wie in Fig. 262.

Tafel XV.

Fig. 266—281. Querdurchschnitte des Vorderkörpers einer älteren Larve der ersten Periode. — Fig. 266. vh. Vorderhirn, a. Zirbel, ng. Nasengrube, is. Stammsegment (medialer Gesichtsfortsatz). — Fig. 267. vh. is. ng. wie in Fig. 266, gm. wm. graue und weisse Hirnmasse, wb. 1. Wirbelbogen, mb. Mundbucht. — Fig. 268. ng. wb. mb. is. wie in Fig. 267, as. äusseres Segment

(lateraler Gesichtsfortsatz), nn. N. nasalis. — Fig. 269. vh. mh. Vorder-, Mittelhirn, a. Augenblase, l. Linse, a'. Augenspalte, no. N. opticus, is. Stammsegment, as. Unterkieferbogen mit dem M. pterygoideus m und M. temporalis m', nm. unterer Kiefernerv, mi. Bildungsgewebe des Unterkiefers, mh. Mundhöhle. — Fig. 270. vh. mh. a. l. is. as. m. m'. nm. mh. wie in Fig. 269, ism. Augenmuskeln, h. Hirnanhang, m''. M. submentalis, daneben Ursprung des Lippenmuskels, mi. Anlage des Unterkieferknorpels. — Fig. 271. isn. Ganglion des N. nasalis, asn. Ganglion der Kiefernerven, hb. Anlage der hinteren Schädelbasis, asc. Anlage des Kiefersuspensoriums, sf. 1. Schlundfalte, sd. Schilddrüsenanläge, h. Haftorgan, v. V. jugularis inferior, am. A. temporo-maxillaris, ac. A. carotis. — Fig. 272. hh. Hinterhirn, ias. Wurzel des Gl. Gasseri, as'n. Ganglion des N. facialis, nl. Seitennerv, ac. A. carotis, sh. Schlundhöhle, as'. Zungenbeinbogen, s'. Anlage der Zungenbeinhörner, m. M. depressor mandibulae, m'. M. depressor ossis hyoidei, m''. M. subhyoideus, m'''. M. levator ossis hyoidei, is*. M. genio-hyoideus, sd. Schilddrüse. — Fig. 273. gb. Ohrbläschen, na. N. acusticus, as'. N. facialis und der Hinterrand des zugehörigen Zungenbeinbogens, welcher sich in den Kiemendeckel kd fortsetzt, k. 1. Kiemenbogen mit dem Kiemenknorpel kk und dem N. glossopharyngeus as'', s'. seine Fortsetzung unter die Schlundhöhle (Zungenbein), km. unterer Kiemenmuskel, vj. V. jugularis externa, ac. A. carotis, ab'. 1. Aortenbogen, vj'. V. jugularis inferior, is*. M. genio-hyoideus, sf''. 3. Schlundfalte, p'. Perikardialhöhle, h. Herz. — Fig. 274. vj. vj'. is*. p'. s'. wie in Fig. 273, k'. 2. Kiemenbogen, ks. ks'. 1. und 2. Kiemenspalte, ab''. 2. Aortenbogen, aw. Aortenwurzel, av. primitive Wirbelarterie, a. A. basilaris, as'''. Vagusast, sh. Schlundhöhle. — Fig. 275. as'''. dreifach gespaltener Vagusstamm, k'—k'''. 2.—4. Kiemenbogen, sf''''. letzte Schlundfalte (3. Kiemenspalte), is*. M. sterno-hyoideus, ab'''. 3. Aortenbogen, a. Aorta, av. vj. p'. wie in Fig. 274. — Fig. 276. as'''. Vaguswurzel, nl. nl'. oberer und unterer Seitennerv, der letztere mit dem Vagusstamme dicht an der Abzweigung des 3. Astes (N. laryngeus anterior) verbunden, ab'''. Ductus Botalli, ap. A. pulmonalis, l. Kehlkopfanlage, sv. Venensack, vj. vj'. is*. p'. wie vorher. — Fig. 277. vj. vj'. p'. is*. nl. wie vorher, as*. äussere Segmentschicht des Rumpfes (M. scapulo-mastoideus), p. v. Parietal-, Visceralblatt, o. Speiseröhre, l. Lungenwurzel, p''. Bauchhöhle, h. Leber, vh. Lebervenen, dc. Ductus Cuvieri, va. Bauchvene. — Fig. 278. nl. p''. v. h. vh. wie vorher, vjc. V. jugularis communis, vor der Urniere u' hinabsteigend zur Vereinigung mit der Stammvene vc, c. V. cava, vp. Pfortader, g. Gallenblase, vd. Vordarm, zwischen demselben und der Leber rechts der Durchschnitt der Anlage des sekundären Pankreasganges, l. Lungenanlage. — Fig. 279. as*. is*. die beiden Segmentschichten, gk. Gefässknäuel der Urniere, bd. sekundäre Pankreasanlage, dv. Dotter-

vene, g. v. p. p''. c. vc. wie vorher. — Fig. 280. Bezeichnungen wie vorher. — Fig. 281. bd. primäre Pankreasanlage, u. Urnierengang, vd. Vordarm, vc. Stammvene.

Fig. 282. Mediandurchschnitt der Anlage des Hirnanhangs (vgl. Fig. 298). mb. Mundbucht, oh. Deckschicht der Oberhaut, oh'. Grundschicht derselben, h. h'. Stiel und verzweigtes Ende des Hirnanhangs, d. Darmblatt.

Fig. 283. Mediandurchschnitt des Kopfes einer Larve im Beginn der 2. Periode. a. Zirbel, b. erste Anlage des Adergeflechtknotens, c. mittlerer Schädelbalken Rathke's, d. Zapfen an der Mundhöhlendecke (vgl. Fig. 329), e. Anlage der Stammplatte, g. mediale Fläche des hervorwachsenden Grosshirnlappens, h. Hirnanhang, k. k'. Hornlippen, vh. mh. hh. Vorder-, Mittel-, Hinterhirn, sp. Sehnervenplatte, t. Basaltheil des Vorderhirns, mh. Mundhöhle, z. Zunge, gh. M. genio-hyoideus, w. Wirbelsaite.

Fig. 284. Mediandurchschnitt des Hirns einer älteren Larve. s. Dura mater, die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 283.

Fig. 285. Theil eines ähnlichen Mediandurchschnittes aus der Zeit der Metamorphose. a. Zirbelbläschen, a'. Wurzel des Zirbelstiels, welcher die Schädeldecke s. durchbohrt, b. Adergeflechtknoten, g. Grosshirnlappen.

Tafel XVI.

Fig. 286. 287. Sagittaldurchschnitte des Kopfes von aussen nach innen folgend. a. Augenblase, sh. Schlundhöhle, sf. 1. Schlundfalte, e. Darmblatt, d. Dotterzellenmasse, is. is'. 1. und 2. Stammsegment des Kopfes, as—as'''. 1.—4. laterales Kopfsegment, s. Rumpfsegmente, s'. Seitenplatte des Rumpfes.

Fig. 288. 289. Aehnliche Durchschnitte einer älteren Larve. a. Augenblase, vh. Vorderhirn, hh. Hinterhirn, gp. Geruchsplatte, gb. Gehörbläschen, is. Grundlage des medialen Gesichtsfortsatzes vom 1. Stammsegment, ish. Anlage des N. nasalis, ism. Anlage der Augenmuskeln, asn. Anlage der Kiefernerven, asm. Anlage der Kaumuskeln, asb. Bildungsgewebe des Unterkieferbogens, vor- und aufwärts in den lateralen Gesichtsfortsatz auswachsend, sf'. 2. Schlundfalte, sh. sf. d. e. s. s'. as'—as'''. wie in Fig. 286. 287.

Fig. 290. Sagittaldurchschnitt eines Larvenkopfes mit hinabgewachsenen Aussensegmenten. a. hh. gp. gb. is. isn. asn. asm. as'—as'''. d. wie in Fig. 286—289, sf. sf''. sf'''. 1.—3. Schlundfalte, die Anlage der 4. hat das 4. Aussensegment gespalten, s'. Seitenplatte, u. Urniere (vgl. Fig. 381), m. Muskelplatten der Rumpfsegmente.

Fig. 291. Aehnlicher Durchschnitt einer älteren Larve. a. gp. gb. vh. is. isn. asn. asm. asb. d. e. wie in Fig. 288. 289, asc. Anlage des Kiefersuspensoriums (vgl. Fig. 295), asn′. N. facialis, as″. N. glosso-pharyngeus, as‴. N. vagus, nl. nl′. Seitennerven, s′. Anlage des Zungenbeinhorns, asm′. M. levator ossis hyoidei, s″. Seitenplatte des 1. Kiemenbogens, sf—sf‴. 1.—4. Schlundfalte, as*. Anlage des M. scapulo-mastoideus hinter der von der dunklen Oberhaut ausgekleideten Grenzeinschnürung zwischen Kopf und Rumpf, u. Urniere, p′. Perikardialhöhle, h. Haftorgan.

Fig. 292. Mediandurchschnitt desselben Kopfes. vh. mh. hh. Vorder-, Mittel-, Hinterhirn, a. Zirbel, b. Basaltheil des Vorderhirns, k. Hirnanhang, e. Darmblatt, sh. Schlundhöhle, mh. Mundhöhle, sd. Schilddrüsenanlage, l. Leberanlage, w. Wirbelsaite, p. Parietalblatt, p′. Perikardialhöhle, v. Visceralblatt, s. ventrale noch ungesonderte Seitenplatte, h. Herzkammer, ba. Bulbus arteriosus, sv. Venensack.

Fig. 293. Medianer Kopfdurchschnitt einer etwas älteren Larve. o. Sehnervenplatte, sonst dieselben Bezeichnungen wie in Fig. 292.

Fig. 294—297. Sagittaldurchschnitte des Kopfes einer noch älteren Larve. a. Auge mit der Augenspalte a′, ng. Nasengrube, gb. Gehörbläschen, vh. vh′. mh. hh. Vorder-, Mittel-, Hinterhirn, b. Basaltheil des Vorderhirns, o. N. opticus, is. medialer Gesichtsfortsatz des Stammsegments, isn. Ganglion des N. nasalis, asn. Ganglion der Kiefernerven nm und nm′, asm. Kaumuskeln, asc. Kiefersuspensorium und Unterkieferknorpel, g. Flügel-Gaumenplatte, as′n. Ganglion des N. facialis, in Fig. 296 rückwärts sich an den Acusticus anschmiegend, s′. Zungenbeinhorn, as′m. M. subhyoideus, as″. N. glosso-pharyngeus, as‴. N. vagus, nl. Seitennerven, sh. Schlundhöhle, sf—sf″. 1.—3. Schlundfalte, k—k″. 1.—3. Kiemenbogen, u. Urniere, h. Herz, p′. Perikardialhöhle. — Fig. 294. vj. V. jugularis externa, ab. Gefässbogen des Zungenbeinbogens, ab′. 1. Aortenbogen, m. Zungenbeinsenker, den Unterkiefersenker theilweise verdeckend, m′. Zungenbeinheber. — Fig. 295. ac. A. carotis, ab. Zusammenfluss der Aortenbögen zur Aortenwurzel. — Fig. 296. m. Lippenmuskel, ab‴. 3. Aortenbogen, dc. Ductus Cuvieri, va. Bauchvene. — Fig. 297. ac. A. carotis, wb. 1. Wirbelbogen, wb′. Wurzel desselben, w. Wirbelsaite.

Fig. 298. Mediandurchschnitt desselben Kopfes. vh. vh′. vorderes und hinteres Gewölbe des Vorderhirns, k. k′. Stiel und drüsiges Ende des Hirnanhangs, asc. Unterkieferknorpel, gh. M. genio-hyoideus, lg. Lungenwurzel, g. Gallenblase, c. Anlage des kleinen Netzes. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 292. 293.

Fig. 299—303. Sagittaldurchschnitte des Kopfes von einer Larve am Schlusse der 1. Periode. a. a'. ng. gb. vh. vh'. mh. hh. b. o. is. isn. asn. nm. g. s'. as'n. as''. as'''. nl. sf—sf''. k—k''. u. p'. wie in Fig. 294—297, kd. Kiemendeckel, is*. mittlerer Bauchmuskel mit dem M. sterno-hyoideus, d. Darm, h. Haftorgan, asc. Kiefersuspensorium, asc'. Unterkieferknorpel. — Fig. 299. as. lateraler Gesichtsfortsatz, asm. Kaumuskeln, m. Zungenbeinsenker, m'. Zungenbeinheber, m''. Unterkiefersenker, as''m. as'''m. obere Kiemenöffner, as*. Anlage der vorderen Extremität. — Fig. 300. asm. Kaumuskeln, m''. M. submentalis, m'''. M. subhyoideus, as*. M. scapulo-mastoideus, dc. Ductus Cuvieri. — Fig. 301. ism. Augenmuskeln, nn. Endzweige des N. nasalis, asm. M. pterygoideus, asm'. M. temporalis, f. Schläfenflügelknorpel, as*. M. scapulo-mastoideus. — Fig. 302. ism. Augenmuskeln, nn. N. nasalis, asm. M. temporalis, wb. 1. Wirbelbogen (Oberkieferknorpel), z. Zungenbeinbogen, dc. Ductus Cuvieri, vj. V. jugularis inferior, va. Bauchvene. — Fig. 303. wb. wb'. 1. Wirbelbogen, kl. kl'. Hornlippen, sd. Schilddrüsenanlage, gh. M. genio-hyoideus, lg. Lunge, h. Vorhof des Herzens, h'. Herzkammer, sv. Venensack, l. Leber, m. Muskelplatten, mh. Mundhöhle nur durch eine dünne Scheidewand von der Mundbucht getrennt.

Tafel XVII.

Fig. 304—313. Frontaldurchschnitte des Vorderkörpers. Fig. 304. vh. Vorderhirn, b. Basaltheil desselben, ng. Nasengrube, a. Auge mit der Augenspalte a', ism. Augenmuskeln, asn. Ganglion der Kiefernerven, nl. Seitennerv, as'n. N. facialis, na. N. acusticus, gb. Ohrbläschen, as'''. N. vagus, m. Muskelplatte des 1. Rumpfsegments, w. Wirbelsaite, vj. V. jugularis externa, vj'. V. jugularis interna. — Fig. 305. 306. vh. ng. vj. as'''. wie in Fig. 304, o. Sehnervenplatte, h. Hirnanhang, is. Aussentheil des medialen Gesichtsfortsatzes, wb. 1. Wirbelbogen, asm. Kaumuskeln, asc. Kiefersuspensorium, as'n. Ganglion des N. facialis, mit dem sich der Gaumennerv bereits verbunden hat, as''. N. glosso-pharyngeus, nl. Seitennerv, ax. Axenstrang des Darmblattes, sh. Schlundhöhle, mh. Mundhöhle, sf. 1. Schlundfalte, vj'. Zusammenfluss der Jugularvenen, aw. Aortenwurzeln, vor ihrer Vereinigung zur Aorta a. durch eine quere Anastomose verbunden, ac. A. carotis, ab. Mündung des Gefässbogens vom Zungenbeinbogen, am. A. temporomaxillaris. — Fig. 307. 308. is. medialer Gesichtsfortsatz, as. Unterkieferbogen, asc. Kiefersuspensorium (Fig. 307) und Unterkieferknorpel (Fig. 308), asm. Kaumuskeln, as'. Zungenbeinbogen, as'n. N. facialis, as'm. und m Muskeln dieses Bogens, k—k''. 1.—3. Kiemenbogen, ab'—ab'''. 1.—3. Aortenbogen, as*. is*. die beiden Segmentschichten des Rumpfes, sh. Schlundhöhle, mh. Mundhöhle, mb. Mund-

bucht, sf. 1. Schlundfalte, o. Speiseröhre, lg. Kehlkopfanlage zwischen den 4. rudimentären Kiemenbögen, lg′. Lungenanlagen, p″. Bauchhöhle, u. Urniere mit ihren Mündungen u′, gk. ihr Gefässknäuel. — Fig. 309. as. Unterkiefer, sd. Schilddrüse, s′. Zungenbeinhörner, kd. Kiemendeckel, k. 1. Kiemenbogen mit Aussenkiemen, k′. 2. Kiemenbogen, ab′. 1. Aortenbogen, h. Herz, lg′. Lungenwurzel, v. verdicktes Visceralblatt, bd. Pankreasanlage, u. Urniere. — Fig. 310. as. sd. u. wie in Fig. 309, as′m. M. subhyoideus, is*. innere Segmentschicht (M. sterno-, genio-hyoideus), as*. äussere Segmentschicht des Rumpfes, vj. V. jugularis inferior, vc. V. cardinalis, h. Bulbus arteriosus, h′. h″. Vorhof im oberen Abschnitte bereits getheilt, p′. Perikardialhöhle, p″. Bauchhöhle. — Fig. 311. 312. as′m. p′. vj. wie in Fig. 310, h. Herzkammer, h′. Vorhof des Herzens, sv. Venensack, dc. Ductus Cuvieri, vd. Vordarm (Magen), l. Leber, p″. Bauchhöhle, zwischen den letztgenannten Eingeweiden, welche durch die Anlage des kleinen Netzes zusammenhängen, zum Netzbeutel verengt, bd. Anlage der Bauchspeicheldrüse, md. Mitteldarm, is. M. sterno-hyoideus. — Fig. 313. h. l. p′. wie in Fig. 312, p. v. Parietal- und Visceralblatt, im Umfange der Leber verwachsend (c), l. primitiver Leberstiel, bd. Anlage des sekundären Pankreasganges, d. Dotterzellenmasse, va. Bauchvene.

Fig. 314—319. Aehnliche Frontaldurchschnitte einer Larve am Schlusse der 1. Periode. Fig. 314. 315. is. Mundbuchtdach, ng. Nasengrube, vh. Gewölbe und Mitteltheil des Vorderhirns, b. sein Basaltheil, a. Auge, a′. Augenspalte, o. Sehnerv, ism. Augenmuskeln, wb. Orbitalwand des 1. Wirbelbogens, wb′. Wurzel desselben, asc. Schläfenflügelknorpel, isn. Ganglion des N. nasalis nn, asn. Ganglion der Kiefernerven, as′n. Ganglion des N. facialis, na. N. acusticus, np. N. palatinus, gb. Gehörbläschen, as″. N. glosso-pharyngeus, as‴. N. vagus, w. Wirbelsaite, vj. V. jugularis externa. — Fig. 316. ng. as″. as‴. vj. wie in Fig. 307, vh. vh′. b. die drei Abschnitte des Vorderhirns (3. Hirnkammer, Sehnervenplatte, Hirntrichter), wb. 1. Wirbelbogen, g. Flügel-Gaumenplatte, asc. Quadratbeinknorpel, pt. M. pterygoideus, t. M. temporalis, m. Zungenbeinsenker, m′. Unterkiefersenker, c. Unterlage des Ohrbläschens, ab. Gefässbogen des Zungenbeinbogens, ac. A. carotis. — Fig. 317. ng. wb. g. asc. pt. t. m. m′. ab. ac. wie in Fig. 316, as″. N. glosso-pharyngeus, links mit der Anastomose zum Facialis, as‴. N. vagus, mb. mh. vereinigte Mundbucht und Mundhöhle, sh. Schlundhöhle, sf—sf‴. 1.—4. Schlundfalte, ab′. ab″. 1. und 2. Aortenbogen, aw. Aortenwurzeln mit querer Anastomose, ax. Axenstrang des Darmblattes, vj. V. jugularis communis, u. Urniere, u′. Mündung derselben, p″. Bauchhöhle. — Fig. 318. 319. mb. mh. Mundbucht und Mundhöhle, wb. Oberkieferknorpel, lm. Lippenmuskel, asc. Quadratbein, asc′. Unterkieferknorpel, t. M. temporalis, t′. M. retrahens maxillae superioris,

s'. Zungenbeinhorn, m. Zungenbeinsenker, m'. Zungenbeinheber, m''. Unterkiefersenker, gh. M. genio-hyoideus, sd. Schilddrüse, z. Zunge, as''. N. glosso-pharyngeus, sf'—sf''''. 2.—5. Schlundfalte, k—k'''. 1.—4. Kiemenbogen mit Knorpeln und Kiemen, ks. Kiemensack, ab'. ab''. 1. und 2. Aortenbogen, der erstere mit der Lingualis, dc. Ductus Cuvieri, u. Urniere, as*. Anlage der vorderen Extremität, p'. Perikardialhöhle, p''. Bauchhöhle, h'. h''. linker und rechter Vorhof des Herzens, sv. Venensack, vj. V. jugularis inferior, lg. Lungenwurzel, o. Speiseröhre.

Tafel XVIII.

Fig. 320—322. Querdurchschnitte der Nasengegend einer Larve aus der 1. Periode. vh. Vorderhirn, a. Zirbel, ng. Nasengrube, nn. N. nasalis, wb. 1. Wirbelbogen, wb'. Oberkieferknorpel, as. lateraler Gesichtsfortsatz, mb. Mundbucht, mh. Mundhöhle.

Fig. 323. Querdurchschnitt der Nasengegend einer Larve aus der 2. Periode. vh. wb. wb'. mh. wie in Fig. 322. nrg. Nasenrachengang, gl. Gaumenleiste, v. medianer Auswuchs der Mundhöhlendecke, hl. laterales Ende der oberen Hornlippe, hl'. untere Hornlippe.

Fig. 324. Kopfskelet einer Larve aus der 2. Periode, mit gestrecktem Vordertheil. wb. 1. Wirbelbogen, wb'. Stammplatte, wb''. Zwischenkieferknorpel, wb'''. Oberkieferknorpel, sb. vordere Schädelbasis, sb'. hintere Schädelbasis, gb. Ohrkapsel, gf. Schläfenflügelknorpel, q. Quadratbeinknorpel, g. Flügelgaumenplatte, a. Augenhöhlenboden, b. Unterkiefergelenk, c. Zungenbeingelenk, op. Jochfortsatz.

Fig. 325. Larve der 2. Periode nach Entfernung der Haut, des subkutanen Bindegewebes mit der unscheinbaren Anlage des äusseren Bauchmuskels und des Kiemendeckels; in Folge der Behandlung mit Weingeist erscheinen alle mehr oder weniger durchsichtigen Theile (Linse, Muskeln, Nerven u. s. w.) weiss. Bezeichnung auf Taf. XXII. a. Auge, a'. Grenze der Bindehaut, l. Linse, gk. Ohrkapsel, ng. Nasenloch, hl. Oberlippe, z. Zirbelknopf, k. k'. 1. und 2. Kiemenbogen, hd. Halsdrüse, h. Perikardialsack, is. I—XII. Stammsegmente des Rumpfes und der Schwanzwurzel, is. I—IX. Segmente des mittleren Bauchmuskels, is'''. hinteres Ende desselben, af. After, hex. hintere Extremität, mg. M. glutaeus, vex. vordere Extremität, isp. M. infraspinatus, ld. M. latissimus dorsi, sm. M. scapulo-mastoideus (M. sterno-cleido-mastoideus), kl. Athemröhre, km. obere Kiemenöffner, km'. unterer Kiemenöffner, m. M. depressor ossis hyoidei, m'. M. levator ossis hyoidei, m''. M. depressor mandibulae, lm. oberer Lippenmuskel, nn. nn'. medialer und

lateraler Endzweig des N. nasalis, nm. oberer Kiefernerv, nl. Seitennerv des Kopfes, as''. N. glosso-pharyngeus, as'''. erster Kiemenast des Vagus, nl'. dorsaler Seitennerv des Rumpfes, nl''. ventraler Seitennerv desselben, n. II—n. VII. 2.—7. Spinalnerv.

Fig. 326. Dieselbe Larve nach Entfernung der Rückenmuskulatur, der Gliedmassen, des Kiemenapparats, des Zungenbeinsenkers und der bindegewebigen Theile des Kopfes. Bezeichnung auf Taf. XXII. a. z. hl. lm. nl. nl'. nl''. m'. m''. h. kl. af. wie in Fig. 325, vh. mh. hh. Vorder-, Mittel-, Hinterhirn, ng. ng'. oberer und unterer Theil der seitwärts eröffneten Nasenhöhle, ng''. vordere Ausbuchtung derselben (Jacobson'sches Organ), wb''. wb'''. Zwischen- und Oberkieferknorpel, op. Jochfortsatz des Quadratbeinknorpels, asc'. Unterkieferknorpel, s'. Zungenbeinhorn, mm. M. masseter, t. M. temporalis, nm. nm'. oberer und unterer Kiefernerv mit ihrem Ganglion asn, asn'. Wurzel des N. facialis mit der Abzweigung des Gaumennerven und der Anastomose zum Glosso-pharyngeus, nf. ventraler Seitenzweig des Gesichtsnerven, asn''. N. glosso-pharyngeus (1. Kiemennerv), asn'''. Ganglion des Vagus aussen an der Basis des occipitalen Wirbelbogens, mit dem 2. Kiemennerv kn und dem Stamm kn' der übrigen Zweige r (3. Kiemennerv) und ln (N. laryngeus anterior), l. Kehlkopf (Stimmritze), w. I—w. X. 1.—10. Wirbelbogen, I—XI. der segmentirte mittlere Bauchmuskel, vorn bei der Ablösung des Kiemenapparats von seinem Vorderende (M. genio-hyoideus) getrennt, n. I—n. X. 1.—10. Spinalnerv, der 1. = N. hypoglossus, der 2. und 3. mit dem Armgeflecht verbunden.

Fig. 327. Skelet und Nerven derselben Larve. sh. vordere Schädelhöhle, wb'. Stammplatte, wb''. wb'''. Zwischen-, Oberkieferknorpel, gf. Schläfenflügelknorpel, op. Jochfortsatz des Quadratbeinknorpels, g. Flügelgaumenplatte, asc'. Unterkieferknorpel, s'. Zungenbeinhorn, sb. hintere Schädelbasis, hwb. occipitaler Wirbelbogen, w. Wirbelsaite, w. I—w. XI. 1.—11. Wirbelbogen, sc. cl. Scapula, Clavicula, h. br. Ober-, Unterarm, il. p. Darm-, Schambein, f. Oberschenkel, nn. N. nasalis, no. N. oculomotorius, na. N. abducens, asn. Ganglion der Kiefernerven, nl. Seitennerv des Kopfes, asn''. N. glosso-pharyngeus, asn'''. Ganglion des Vagus mit dem 2. Kiemennerv kn, dem Stamm des 3. Kiemennerven r und des vorderen Kehlkopfastes ln, dem ventralen Seitennerven nl'', p'. Eingeweideast des Vagus, s. N. sympathicus, n. VII—n X. 7.—10. Spinalnerv, in etwas anderem Verhalten als in Fig. 326 dargestellt, indem der 8. und 9. Nerv vollständig, der 7. und 10. mit je einem Aste zum Plexus ischiadicus b verbunden sind, b'. N. perinealis.

Fig. 328. Untere Ansicht des Vorderkörpers einer ähnlichen Larve nach Entfernung der Haut, die Unterlippe vorgezogen.

Bezeichnung auf Taf. XXII. hl. hl'. Ober-, Unterlippe, lm. lm'. unterer und oberer Lippenmuskel, asc'. Unterkieferknorpel, s'. Zungenbeinhorn, sm. M. submentalis, smx. M. submaxillaris, sh. M. subhyoideus, is''. mittlerer Bauchmuskel, is'''. M. sterno-hyoideus, is*. M. genio-hyoideus, m. Zungenbeinsenker, m'. Zungenbeinheber, m''. Unterkiefersenker, h. Herz im geöffneten Perikardialsack, k. k''. 1. und 2. Kiemenbogen, ks. 1. Kiemenspalte, ks'. die an der Bauchseite zusammenfliessenden Athemröhren, kl. gemeinsame Oeffnung derselben, vex. vordere Extremität, auf der einen Seite mit den Aussenkiemen in den äusseren Kiemensack eingeschlossen, auf der anderen durch Entfernung des Kiemendeckels frei gelegt, asn''. N. glosso-pharyngeus, km'. unterer Kiemenmuskel, asn'. ventraler Seitenzweig des Gesichtsnerven, nm'. unterer Kiefernerv.

Fig. 329. Die Mund- und Schlundhöhlendecke nach Abtragung des Unterkiefers, Zungenbein- und Kiemenapparats von unten gesehen; die Schleimhaut und die Kaumuskeln nebst einigen anderen Theilen sind auf einer Seite ebenfalls entfernt, auf der anderen Seite ist der dorsale Grenzwulst der inneren Kiemenhöhlen erhalten. hl. Theil der Oberlippe (Innenfläche), asc'. Gelenkende des Unterkieferknorpels, wb'''. Oberkieferknorpel, m. Bündel des Schläfenmuskels, gb. Gaumenbogen, ng. innere Nasenöffnung, rückwärts verdeckt von der Gaumen leiste gl, wb. 1. Wirbelbogen (Seitenrand der vorderen Schädelbasis), nk. Ohrkapsel, gf. Schläfenflügelknorpel, c. Gelenkpfanne für das Zungenbeinhorn, op. Jochfortsatz, b. Gelenkpfanne für den Unterkiefer, w. Wirbelsaite, asn'. N. facialis, np. Gaumennerv, as''. N. glosso-pharyngeus, as'''. N. vagus, nl. oberer Seitennerv desselben, n—n''. die drei ersten Spinalnerven, s. N. sympathicus.

Fig. 330. Der Mund- und Schlundhöhlenboden nach Entfernung des ganzen Hirn- und Gesichtstheils von oben gesehen. asc'. Unterkieferknorpel, z. Zunge, s'. Zungenbeinhorn, in der Mitte durch die Schleimhaut durchscheinend, k—k''. 1.—3. Kiemenbogen, sf''. sf'''. 1. und 2. Kiemenspalte, ks. Kiemenscheidewand, ks'. mediale Grenzleiste des inneren Kiemenapparats, kh. kh'. 1. und 2. innere Kiemenhöhle, nach Abtragung der Decke, lg. Kehlkopf mit der Stimmritze, zwischen den hintersten inneren Kiemenhöhlen, lg'. Lungen, p''. Bauchhöhle, b. Bauchwand.

Fig. 331. Kopf einer älteren Larve, nach Entfernung der Haut, der Schädeldecke und des Hirns von oben gesehen. Bezeichnung auf Taf. XXII. hl. lm. wb''. wb'''. op. asc'. mm. t. nm. nm'. asn. asn''. asn'''. nl'. wie in Fig. 326, nk. nk'. Nasenknorpel, g. Flügelgaumenplatte, b. Unterkiefergelenk, q. Quadratbeinknorpel, gf. Schläfenflügelknorpel, pt. M. pterygoideus, isn. N. nasalis, kf. Orbitalflügelknorpel, rechts abgetragen, vsh. hsh. vordere und hintere

Schädelbasis, f. Foramen opticum, f'. Foramen caroticum, st. Sattelgrube, gk. Ohrkapsel, rechts bis auf die Basis abgetragen, hwb. occipitaler Wirbelring, k. Kiemenbögen, km. obere Kiemenmuskeln, w. II. w. III. 2. und 3. Wirbelbogen, mi. Mm. intertransversarii, isp. M. infraspinatus, ld. M. latissimus dorsi, mc. M. cucullaris.

Fig. 332. Frei präparirtes Zungenbein- und Kiemenskelet nach Entfernung des Unterkiefers von unten gesehen, aus dem Anfange der Larvenmetamorphose. ng. gb. gl. b. wie in Fig. 329. k—k'''. 1.—4. Kiemenbogenknorpel, an der Bauchseite durch den Zungenbeinkörper getrennt, s'. s''. vordere und hintere Zungenbeinhörner.

Fig. 333. Zungenbein einer nur noch mit einem Schwanzstummel versehenen Larve. sd. Schilddrüse, die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 332.

Fig. 334. Zungenbein einer vollständig metamorphosirten jungen Unke. Bezeichnung wie in Fig. 333.

Tafel XIX.

Fig. 335. Kopf einer Larve aus dem Anfange der Metamorphose nach Entfernung der Haut und des M. depressor ossis hyoidei, Weingeistpräparat. a. Auge, b. Vorderwand der Augenhöhle, nn. lateraler Ast des N. nasalis, nm. oberer Kiefernerv, hl. Oberlippe, c. bandförmige Anlage des unteren Jochbogens, in den Oberkieferbogen übergehend. Wegen der Bezeichnung der übrigen Theile siehe Fig. 336.

Fig. 336. Derselbe Kopf nach Entfernung des Auges und einiger oberflächlichen Bindegewebsschichten des Gesichts. ok. Ohrkapsel, wb. Orbitalwand, wb''. Zwischenkieferknorpel, wb'''. Oberkieferknorpel, x. tiefe Schichten des Oberkieferbogens, hl. Umriss der Oberlippe, ng. äussere Oeffnung der seitlich eröffneten Nasenhöhle, sodass man auch deren innere Oeffnung sieht, nk. Orbitalfortsatz des Nasenknorpels, an die leistenförmige Fortsetzung des Gaumenbeinknorpels g oder die vordere Orbitalwand angefügt, nk'. vorderer Nasenknorpel, asc'. Unterkieferknorpel, op. Jochfortsatz des Quadratbeins, s'. Zungenbeinhorn, k. 1. Kiemenbogen, hd. Halsdrüse, ab. 1. Aortenbogen, as*. vordere Extremität aus einer ärmelförmigen Hautöffnung hervorkommend, t. M. temporalis, mm. M. masseter, m'. M. levator ossis hyoidei, m''. M. depressor mandibulae, nm'. N. maxillaris inferior, as'n. Seitenzweig des Facialis, as''. N. glosso-pharyngeus.

Fig. 337. Das Kopfskelet einer gleichen Larve von oben gesehen. Die Nasendachknorpel und der rechte Oberkieferbogen

sind entfernt, ebenso das Schädeldach abgetragen; die Schläfenflügelknorpel sind mit den Ohrkapseln bereits verwachsen, die Quadratbeinknorpel zurückgezogen. t. mm. wb″. wb‴. asc′. g. op. k. wie in Fig. 336, nb. Nasenhöhlenboden, ns. Nasenscheidewand, b. Unterkiefergelenk, hw. occipitaler Wirbelring, s. Schulterblatt.

Fig. 338. Querdurchschnitt durch den Rücken während der Entwickelung der Wirbelsäule. Theilung und Umlagerung der Rückenmuskeln. w. Wirbel, is. obere Hälfte der Stammuskeln, is′. untere Hälfte derselben, as. äusserer Bauchmuskel, vp. Bauchfell, n. Nieren.

Fig. 339. Querdurchschnitt der Leibeswand einer älteren Larve während der Metamorphose. w. w′. seitlicher und oberer Theil des Wirbel bogens, w″. Rippenfortsatz, n. Nieren, g. Gekrösewurzel, vp. Bauchfell, is. is′. obere und untere Hälfte der Stammuskeln, is″. mittlerer Bauchmuskel (M. rectus abdominis), as. äusserer (schiefer) Bauchmuskel, as′. M. ileo-lumbaris, as″. Portio abdominalis M. pectoralis, p. p′. seitlicher und dorsaler Theil des inneren Bauchmuskels (M. transversus abdominis).

Fig. 340. Querdurchschnitt der Leibeswand einer jungen Tritonlarve. nl. Organ der Seitenlinie. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 339.

Fig. 341. Eine Tritonlarve mit der Darstellung der verschiedenen Muskelschichten des Rumpfes. k. Kiemen, nl. nl′. nl″. die drei Seitennerven, w″. w‴. die doppelten Rippenenden, ld. M. latissimus dorsi, is. Stammmuskeln. An den vier letzten segmentalen Abtheilungen ist der äussere Bauchmuskel as entfernt, wodurch der mittlere Bauchmuskel is″ zu Tage tritt, durch dessen Abtragung der innere Bauchmuskel p mit den Spinalnerven isn blossgelegt wird.

Fig. 342. Eine junge Unke am Schlusse der Metamorphose nach Entfernung der Haut; Weingeistpräparat. Bezeichnung auf Taf. XXII. a. Auge, ng. Nasengegend, c. c′. unterer und oberer bindegewebiger Jochbogen, z. Zunge, asc′. Unterkiefer, m. M. depressor ossis hyoidei, m′. M. levator ossis hyoidei, m″. M. depressor mandibulae, diese drei Muskeln bereits in der Atrophie begriffen, daher dünn, durchscheinend, m*. M. masseter, t. M. temporalis, smx. M. submaxillaris, sh. M. subhyoideus, ph. Schlundmuskeln als Reste der oberen Kiemenmuskeln, die Halsdrüse theilweise verdeckend, sm. M. scapulo-mastoideus (M. sterno-cleidomastoideus), oh. M. omo-hyoideus, mc. M. cucullaris, isp. M. infraspinatus, ld. ld′. M. latissimus dorsi, d. M. deltoideus, tr. M. triceps brachii, sr. M. sterno-radialis, p. M. pectoralis, is. VI—VIII. Abtheilungen des M. rectus abdominis, is. Stammuskeln des Schwanzes, is‴. M. sterno-hyoideus, asm*. M. obliquus

externus abdominis, lässt die Spinalnerven durchscheinen, il. Darmbein, mg. M. glutaeus, ve. M. vastus externus, ra. M. rectus femoris anterior, ad. Mm. adductores femoris, g. M. gastrocnemius, p. M. peroneus, ta. M. tibialis anticus, nn. N. nasalis, nm. nm'. N. maxillaris superior, inferior, asn'''. Ganglion des Vagus, nl'. nl''. dorsaler und ventraler Seitennerv desselben.

Fig. 343. Dasselbe Objekt nach Abtragung der Gliedmassen und des äusseren Bauchmuskels, der Stammuskeln des Schwanzes und der meisten Weichtheile des Kopfes. Bezeichnung auf Taf. XXII. gk. Ohrkapsel, fo. Foramen ovale, f. Foramen opticum, g. Flügelgaumenplatte, wb'. Stammplatte mit der Nasenscheidewand, wb''. wb'''. Zwischen- und Oberkieferknorpel, nb. Nasenhöhlenboden, asc'. Unterkiefer, c. unteres Jochbogenband, op. Jochfortsatz des Quadratbeins, s'. Zungenbeinhorn, sh. Umriss der Mm. subhyoideus, submaxillaris, br. Bauchrippe, is'''. M. sterno-hyoideus, V—VIII. M. rectus abdominis, is*. M. ischio-coccygeus, af. After, il. pb. ois. Darm-, Scham- und Sitzbein, ac. Gelenkpfanne für den Oberschenkel, oc. Steissbein, w. atrophische Wirbelsaite des Schwanzes, w. IX. Rippenfortsatz des 9. Wirbels, p. innerer Bauchmuskel (M. transversus abdominis), p'. M. ileo-lumbaris (M. quadratus lumborum), mi. mi'. M. intertrans versarius capitis superior, inferior, asn'. N. facialis, asn''. N. glosso-pharyngeus, asn'''. Ganglion des Vagus mit den früheren Kiemennerven kn und den Seiten nerven nl'. nl'', n I. N. hypoglossus, n II—n VII, 2.—7. Spinalnerv, n. X. 10. Spinalnerv, dessen hinterer Ast b' (N. perinealis) in Folge successiver Verschmelzung des vorderen Astes mit dem Plexus ischiadicus b endlich aus dem letzteren entspringt (vgl. Fig. 327), n. XI. N. coccygeus.

Fig. 344. Die Stammnerven des Vorderkopfs einer jungen Larve (vgl. S. 628 Anm.). isn. innere Portion des Gasser'schen Nervenknotens, asn. äussere Portion desselben (Kiefernerven), nn. N. nasalis, nn'. nn''. äusserer und innerer Endast desselben, na. N. abducens, no. N. trochlearis, nt. Seitennerv des Kopfes, no'. N. oculomotorius, mr. mr'. mr''. oberer, innerer und unterer gerader Augenmuskel, mo. mo'. oberer und unterer schiefer Augenmuskel.

Fig. 345. Anlage des ventralen Seitennerven (vgl. Fig. 276). oh. Deckschicht der Oberhaut, oh'. Grundschicht derselben, von welcher sich der Seitennerv nl ablöst.

Fig. 346. Wirbelsäule einer beinahe ausgewachsenen Unke (4/5 der vollen Länge); durch Kupferlösung sind die in der Verknöcherung begriffenen inneren Wirbeltheile hell undurchsichtig geworden und bezeichnen daher den Verlauf der ursprünglichen Knorpelanlagen. wb. Wirbelbögen mit den accessorischen periostalen Theilen wb', w. Querfortsätze, w'. Rippen und Rippen-

homologa, s. Steissbein, r. hinterer Ausgang des Rückenmarkskanals, IX—XII. 9.—12. Wirbel, n^{10}. n^{11}. 10. und 11. Spinalnerv.

Fig. 347. Das in der Verknöcherung begriffene Schädeldach einer jungen Unke, isolirt und bei durchfallendem Lichte gesehen, sodass die unterliegenden, seitlich vorragenden Knorpeltheile k dunkel durchscheinen, ihre vordere grosse und die hinteren paarigen Lücken a. a'. als helle Flecke erscheinen. Der darüberliegende dünne Faserknochen liess die Näthe des fertigen Schädeldachs nicht erkennen. b. die occipitalen Verknöcherungen des Knorpels.

Tafel XX.

Fig. 348. Bauchseite des Vorderkörpers nach Entfernung der Haut und auf einer Seite auch der oberflächlichen Muskeln, von einer Larve nach beinahe beendeter Metamorphose (vgl. Fig. 342). a. Auge, cl. Clavicula, c. Coracoideum, br. Bauchrippe, sm. M. submentalis, smx. M. submaxillaris, sh. M. subhyoideus, durch Abtragung der linken Hälften dieser beiden Muskeln sind die longitudinalen Zungenbeinmuskeln (is'''. is*) und das linke Zungenbeinhorn blossgelegt, m. M. depressor ossis hyoidei, m''. M. depressor mandibulae, smt. M. scapulo-mastoideus, is''. M. rectus abdominis, is'''. M. sternohyoideus, is*. M. genio-hyoideus, oh. M. omo-hyoideus, d. M. deltoideus, sr. M. sterno-radialis, p. p'. p''. M. pectoralis, asn. N. maxillaris inferior, as'n. Ende des Facialisstammes, as''n. N. glosso-pharyngeus, is*n. N. hypoglossus.

Fig. 349. Das Schultergürtelskelet und seine Verbindung mit der Bauchrippe während der Larvenmetamorphose, in querer Richtung eben ausgespannt. sc. Schulterblatt mit dem ganz knöchernen medialen Stücke a, dem von Faserknochen überzogenen b und dem rein knorpeligen Theile c, g. Gelenkgrube für den Oberarmknochen, cl. Clavicula, c. Coracoideum, c'. Sternalplatte, ep. episternales Ende derselben, h. Bandmasse zwischen den Sternalplatten und der Bauchrippe, h'. Knorpelscheiben in dieser Bandmasse, br. Bauchrippe, is''. M. rectus abdominis.

Fig. 350. Die Bandmasse mit einer Knorpelscheibe vergrössert dargestellt. h. h'. wie in Fig. 349.

Fig. 351. Die Sternalplatten und ihre Verbindung mit der Bauchrippe auf einer weiteren Entwickelungsstufe, Bezeichnung wie in Fig. 349.

Fig. 352—355. Die Umbildung des Darms zu Ende der 1. Larvenperiode, dargestellt an Larven, denen die ventrale Leibeswand

ausgeschnitten ist. ng. äussere Nasenöffnung, m. Mund, h. Haftorgan, k. Aussenkiemen, l. Leber, g. Gallenblase, vd. Vordarm, bd. linke Hälfte der primären Pankreasanlage, md. Mitteldarm mit der Dotterzellenmasse, hh. Hinterdarm, a. After.

Fig. 356. Folgende Entwickelungsstufe mit beginnender Aufwindung der Mitteldarmschlinge, nach Entfernung der gesammten Haut, aber mit Erhaltung des mittleren Bauchmuskels. hl. hl'. Hornlippen, k. Kiemenapparat, h. Herz im geöffneten Perikardialsacke, m. m'. M. depressor, M. levator ossis hyoidei, is''. mittlerer Bauchmuskel, fortgesetzt durch die Mm. sterno-, genio-hyoideus is''', deren Kontinuität nach Durchschneidung des M. subhyoideus kenntlich wird.

Fig. 357. Larve mit einmal gewundenem Mitteldarm, nach Eröffnung der Bauchhöhle. k. Athemröhre der Kiemen, vd. bd. md. wie in Fig. 352.

Fig. 358. Aehnliche Larve mit etwas anderer Lagerung der Baucheingeweide. Das kleine Netz ist fortgelassen und dadurch der Netzbeutelraum völlig offen dargestellt. l. Leber, g. Gallenblase, bd. linke Hälfte der Pankreasanlage, lg. Lunge, o. Speiseröhre.

Fig. 359—362. Querdurchschnitte des vorderen Rumpfes einer Larve vom Alter der in Fig. 352. 353 dargestellten. — Fig. 359. lg. Lunge, u. Urniere, p''. Bauchhöhle, zwischen Leber (l) und Vordarm (vd) als Theil des Netzbeutels, worunter ein Stück des kleinen Netzes zu sehen ist; der Ausführungsgang der Leber l hängt abwärts mit der Anlage der Gallenblase g, nach links mit der Anlage des sekundären Pankreasganges zusammen; dv. Dottervenen, c. Anlage des absteigenden Stückes der Hohlvene. — Fig. 360. u. Urniere, gk. ihr Gefässknäuel, p''. Netzbeutel, c. Anlage der absteigenden Hohlvene, l. Leber, bd. sekundäre rechtsseitige Pankreasanlage, vd. Vordarm (Magendarm), g. Gallenblase. — Fig. 361. u. gk. p''. c. wie in Fig. 360, lg. Lunge, vd. Vordarm im Uebergange in den Mitteldarm md, d. Dotterzellenmasse, bd. primäre Pankreasanlage. — Fig. 362. u. Urnierengang, vc. Stammvene, vv. Wirbelvenenast derselben, dv. Dottervenen, p''. Bauchhöhle, d. bd. md. c. wie in Fig. 361.

Fig. 363. Larve aus dem Anfange der 2. Periode, nach Entfernung der Haut, der Bauchwand, der meisten Baucheingeweide, des Zungenbein- und Kiemenapparats einer Seite mit Erhaltung der Gefässe. Die Arterien sind roth, die Venen blau bezeichnet. ab'—ab'''. 1.—3. Aortenbogen (Pulmonalis mit Ductus Botalli), ab''''. 2. Pulmonalast, al. A. lingualis, ac. A. carotis, aw. Aortenwurzel, am. A. mesenterica,

a. Aorta, dc. Ductus CUVIERI, vj. V. jugularis communis, vj'. V. jugularis inferior, vc. Stammvene, entspringt aus der unteren Kaudalvene vc''', welche sich an der Schwanzdarmwurzel in zwei Stämme theilt vc'', welche darauf eng aneinandergeschlossen (vc') zwischen den Nieren das Blut dieser Organe und der Wirbelvenen sammeln und dann die Urnieren u durchströmen, c. das absteigende Vorderstück der Hohlvene, aus der rechten Stammvene entspringend, as'. Anlage der Vorderextremität.

Tafel XXI.

FIG. 364. Subepidermoidales Bildungsgewebe des Kopfes aus der ersten Larvenperiode im Durchschnitt. oh. Oberhaut noch aus zwei gesonderten Schichten bestehend, g. Blutgefäss, d. embryonale Blut- oder Dotterbildungszellen.

FIG. 365. Derselbe Theil aus dem Anfange der 2. Larvenperiode im Durchschnitt. oh. Oberhaut zu einer einzigen Zellenschicht verschmolzen, lr. Lymphräume, b. Balken und Scheidewände derselben, p. Pigmentzellen des subepidermoidalen Pigmentzellennetzes, p'. zu einer kontinuirlichen Membran verschmelzende Pigmentzellen.

FIG. 366. Durchlöcherte Bindegewebsmembran aus der Gegend eines Zwischenwirbellochs von einer älteren Larve.

FIG. 367. Bindegewebsstränge des Kopfes einer jüngeren Larve.

FIG. 368. Bindegewebsplatten im queren Durchschnitt aus der Mundhöhlendecke einer in der Metamorphose begriffenen Larve. a. quere Verbindungsplatte mit der ganzen Fläche in den Schnitt fallend, b. Durchschnitte der parallelen Platten und ihrer Kerne, d. Lymphzellen in den Zwischenräumen.

FIG. 369—371. Querdurchschnittte einer etwas älteren Larve als die in Fig. 359—362 dargestellte. — FIG. 369. hh. Hinterhirn, gb. Gehörbläschen, sh. Schlundhöhle, sf. die vom Darmblatt abgelöste 1. Schlundfalte, sf'. 2. Schlundfalte, s'. Anlage des Zungenbeinkörpers, p'. Perikardialhöhle, h. Herz, vj. V. jugularis externa, vj'. V. jugularis inferior, ac. A. carotis. — FIG. 370. sh. sf'. vj. ac. p'. s'. wie in Fig. 369, sf''. 1. innere Kiemenhöhle, b. ihre mediale Grenzleiste, k. 1. Kiemenbogen mit dem N. glosso-pharyngeus as'' und dem 1. Aortenbogen ab', ks. äusserer Kiemensack, kd. Kiemendeckel, h. Herzkammer, h'. h''. linker und rechter Vorhof des Herzens. — FIG. 371. o. Speiseröhre, lg. Kehlkopf, k—k''. 1.—3. Kiemenbogen, as'''. Ganglion und Wurzel des Vagus, woraus der 2. und 3. Kiemennerv kn und der vordere Kehlkopfast ln

hervorgehen, m. Muskel des 4. Kiemenbogens (später zum Theil Kehlkopfmuskel), av. Aortenwurzel mit der sekundären Wirbelarterie, ab. A. pulmonalis, sv. Venensack, vp. V. pulmonalis, vj'. V. jugularis inferior, va. V. abdominalis, g. Gallenblase unter die Lebermasse vorgeschoben, p''. Bauchhöhle.

Fig. 372. Sagittaler, links dicht neben der Medianebene gelegener Durchschnitt einer Larve der 1. Periode, nur in der Bauchhälfte ausgeführt. vh. Vorderhirn mit der Sehnervenplatte o und dem Basaltheile b, w. Wirbelsaite, mh. Mundhöhle, sh. Schlundhöhle, sd. Schilddrüsenanlage, lg. Lungenwurzel, bd. primäre Pankreasanlage, vd. Vordarm, x. Stelle, von wo er sich nach rechts zum Uebergange in den Mitteldarm wendet, l. Leber, g. Gallenblase, md. Mitteldarm, hd. Hinterdarm, af. Afterdarm, shd. Schwanzdarm, gh. M. genio-hyoïdeus, s'. Zungenbein, h. Herzkammer mit Andeutungen einer Theilung (die eine Scheidewand ist irrthümlich als nach aussen offene Falte, statt ebenso wie die gegenüberstehende solide Leiste wiedergegeben), ba. Bulbus arteriosus, sv. Venensack mit einem Theil des Vorhofs, d. Anlage des Zwerchfells zwischen der Perikardialhöhle p' und der erst spaltförmigen Bauchhöhle, ax. Axenstrang des Darmblattes mit seinen Fortsätzen, ms. Gekröse, am. A. mesenterica, a. Aorta, n. Nierenanlagen, gd. Anlagen der Genitaldrüsen, ds. Blutbildungsheerde.

Fig. 373. Frontaldurchschnitt der Vordarmgegend einer etwas älteren Larve. h. Herz, p'. Perikardialhöhle, p''. Bauchhöhle, d. Zwerchfell, l. Leber, l'. Lebergang, bd. primäre Pankreasanlage, bd'. sekundärer Pankreasgang, vd. Vordarm (Duodenum, dessen Lichtung in dem vorliegenden Präparate durch eine quere Darmblattwand getheilt erscheint), vp. Pfortader (Dotterdarmvene), md. primäre Mitteldarmlichtung, md'. durch die Auflösung des Nahrungsdotters entstehende Räume, welche in der Folge jene Lichtung vergrössern.

Fig. 374. Lebernetz mit den Leberbalken lb und den Gallengängen gg, v. seröser Ueberzug der Leber (Visceralblatt), vv. Anlagen der Lebergefässe.

Fig. 375. Theil des hinteren Endes einer Nierenanlage aus dem Anfange der 2. Larvenperiode. u. Urnierengang, n. gewundener Nierenschlauch, n'. primitive Harnkanalkapsel, g. Anlage eines Gefässknäuels, gl. Anlage einer Geschlechtsdrüse.

Fig. 376. Querdurchschnitt einer Larve aus dem Anfange der 2. Periode. vd. Vordarm (Magen), md. Mitteldarm (das Gekröse der einzelnen Schlingen war im Durchschnitte nicht erhalten), l. Leber, gb. Bauchspeicheldrüse, vc. linke Stammvene, vc'. die rechte Stammvene, welche in das Gekröse jener

Drüsen den absteigenden Hohlvenenabschnitt entsendet, a. Aorta, entsendet in das Darmgekröse die A. mesenterica am, lg. Lunge, am Gekröse befestigt, c. Anlage der Milz, u. Urnierengang, n. Nierenanlagen.

Fig. 377. Eingeweide, Skelet und Gefässstämme einer Larve am Schlusse der 1. Periode, aus den aufeinander folgenden Sagittaldurchschnitten zusammengesetzt. Bezeichnung auf Taf. XXII. vh. vh'. Vorderhirn mit der Zirbel z, mh. hh. Mittel-, Hinterhirn, m. Rückenmark, ng. ng'. Nasenhöhle, a. Auge, gb. Ohrbläschen, isn. asn. innere und äussere Portion des Gasser'schen Nervenknotens (1. Kopfsegment), asn'. N. facialis (2. Kopfsegment), asn''. N. glosso-pharyngeus (3. Kopfsegment), asn'''. der 3theilige Vagus (4. Kopfsegment), w. Wirbelsaite, wb. 1. Wirbelbogen, gf. Schläfenflügelknorpel, op. Jochfortsatz des Quadratbeins, asc'. Unterkieferknorpel, s'. grosses Zungenbeinhorn, lg. linke Lunge, abgeschnitten, lg'. rechte Lunge, o. Speiseröhre, vd. Duodenum; der zwischen diesen beiden Darmtheilen an der linken Seite hinabziehende Magen wurde fortgelassen, daher jene Darmstücke durchschnitten dargestellt sind, l. Leber, c'. Lebergang, gl. Gallenblase, bd. Pankreas mit dem primären hinteren und dem sekundären Ausführungsgange bd', ms. rechtes Lebergekröse, nur theilweise dargestellt, ms'. Darmgekröse ebenso dargestellt, p'. Perikardialhöhle, p''. Bauchhöhle, d. Zwerchfell, md. Mitteldarm mit der Dotterzellenmasse, hd. Hinterdarm, af. Afterdarm, sd. Schwanzdarm, u. Urnierengänge (abgeschnitten), gd. Anlage der Genitaldrüse, h. Herzkammer, h. Vorhof des Herzens, ba. Bulbus arteriosus, ab. Gefässbogen des Zungenbeinbogens, al. A. lingualis, ab'. ab''. 1. und 2. Aortenbogen, ab'''. 3. Aortenbogen, eigentlich Wurzel der Pulmonalarterie ap mit Ductus Botalli, ab''''. 2. Pulmonalast, ac. A. carotis, am. A. temporo-maxillaris, rc. Verbindung der Carotis zur Basilararterie abs, av. A. vertebralis, aw. Aortenwurzel, a. Aorta, ams. A. mesenterica, sv. Venensack, dc. Ductus Cuvieri, vc. linke Stammvene (abgeschnitten), vc'. rechte Stammvene, beide stossen weiter rückwärts zusammen (vç, irrthümlich statt vc''), c. absteigendes Stück der Hohlvene, lv. Lungenvene, vhp. Lebervenen, vp. Pfortader mit ihren Wurzeln, vj. V. jugularis communis, vj'. V. jugularis inferior, hinter dem Vagusstamm aus der inneren und äusseren Drosselvene zusammenfliessend, dv. Dottergefässnetz (schematisch).

Fig. 378. Definitive Umbildung der Aortenbögen. a. gemeinsame Wurzel am Bulbus arteriosus, ab'. 1. Aortenbogen oder Wurzel der Carotis ac, ab. Wurzel der A. lingualis, cd. Karotidendrüse, c. obliterirter Uebergang des 1. Aortenbogens in die Aortenwurzel, ab''. 2. Aortenbogen oder Anfang der Aortenwurzel aw, ab'''. 3. Aortenbogen oder Wurzel der Pulmonalis ap, ax. A. cutanea.

Fig. 379. Herz und Leber einer jungen Unke mit ihren Gefässen von vorn und unten gesehen. l. Leber, gb. Gallenblase, h. Herzkammer,

h'. h''. Herzohren, ba. Bulbus arteriosus, ab. Arterienstämme, c. V. cava, dc. Ductus Cuvieri der rechten Seite, vj'. V. jugularis inferior, v. Herzvene, va. Bauchvene, vp. linker Pfortaderast.

Fig. 380. Die Nieren mit ihrem Pfortadersystem von einer einjährigen Unke. n. Nieren, u. Urnierengang, u'. Zusammenfluss beider Urnierengänge, aw. Aortenwurzel, am. A. mesenterica, a. Aorta, ai. A. iliaca, acr. A. cruralis, ah. A. hypogastrica, ae. A. epigastrica, vc. Urnierentheil der linken Stammvene, vc'. derselbe Theil der rechten Stammvene, c. Hohlvene, vc''. hinterste Abschnitte der Stammvenen, vc'''. Schwanzvene, vi. V. iliaca, vcr. V. cruralis, vh. V. hypogastrica, ve. V. epigastrica, vu. Harnblasenvene, va. Bauchvene, vJ. Jacobson'sche Vene, vv. vv'. hintere Wirbelvenen.

Tafel XXII.

Fig. 381. Vier Seitenansichten (a. b. c. d.) der sich entwickelnden Urniere. u. Urniere, ug. Urnierengang, sp. Bauchhöhlenmündung der Urniere, alsbald dreigetheilt (sp. sp'. sp'').

Fig. 382. 383. Querdurchschnitte von Forellenembryonen, die Entwickelung der Kopfniere betreffend. r. Rückenmark, w. Wirbelsaite, is. Muskelplatte, is'. inneres Segmentblatt, as. äussere Segmentschicht, ug. Urnierengang, gk. Anlage des Gefässknäuels, v. Visceralblatt, g. Gekrösefalte, d. Darmblatt, a. Aorta, ax. Axenstrang des Darmblattes.

Die übrigen Abbildungen dieser Tafel sind Umrisszeichnungen der mit denselben Zahlen bezeichneten Figuren auf den Taf. XVIII, XIX, XXI.

Alphabetisches Inhaltsverzeichniss.

Die römischen Zahlen bezeichnen die Kapitel, die anderen die Seiten.

Abschnürung des Embryo 245. 695.
— des Darmkanals 777. 778.
Adergeflecht 294. 296.
After 677.
Afterdarm 264. 810.
Anpassung 657. 892. 893. 895.
Aorta 499. 539. 540. 755. 758. 775. 826. 827.
Aortenbögen 499. 679. 752—758, der Fische und Amnioten 783—785.
Aortenwurzel 753. 755. 758.
Arteria basilaris 753. 756.
— carotis 631. 753. 755. 757. 758. 784.
— cutanea 758.
— iliaca 758. 761.
— lingualis 757.
— mesenterica 758.
— ophthalmica 755.
— pulmonalis 754. 758. 784.
— spinalis inferior 756.
— subclavia 758.
— temporo-maxillaris 757.
— vertebralis 753. 756. 758.
Athmung 754. 755.
Auge 323—328. 332.
Augenblase 172. 323. 324, der Teleostier 187. 188.
Augenmuskeln 463. 625—627. 630. 631.
Augenmuskelkanal 728.
Augenmuskelnerven im allgem. 718. 721.
Augenspalte 324.
Axenplatte 156—176, der übrigen Wirbelthiere 177—188. 796. 797.
Axenstrang des Darmblattes 269. 270. 775.
— des mittleren Keimblattes 156. 198.
Axenstreif (Primitivstreif) 176. 181—184.
Basisphenoid der Teleostier 728.
Bauchfell 811. 828.
Bauchhöhle s. Pleuroperitonealhöhle.
Bauchmuskel, äusserer s. Musculus obliquus externus.
— mittlerer 464—468. 476. 477. 609, der Fische und Amnioten 606—608. 610—612.
— innerer s. Musculus transversus.
Bauchrippe 467. 471. 618.
Bauchspeicheldrüse s. Pankreas.
Beckengürtel 473. 474. 478.
Befruchtung 49. 82. 83. 845. 852.
Bildungsgewebe, interstitielles 359. 372. 490—528. 535—537. 542. 555. 872. 874.
Bindegewebe 518—526. 530. 546—550.
Bindesubstanz 517. 527. 547. 548.
Blut 495. 500—503. 507. 538. 770. 812, der übrigen Wirbelthiere 536. 538. 539. 541. 773. 787. 788, s. ferner Blutzellen, Kreislauf.
Blutgefässe 498—516. 536. 537—545. 781.

782, primäre 498—504. 539. 541, sekundäre 505—511. 542—545.
Blutzellen 497. 498. 500. 511. 550. 770. 812.
Brustbein 471—473. 617—619.
Brustregion 797. 817.
Bulbus arteriosus 748. 751.
Centralnervensystem 177. 178. V, der Knochenfische 184—187; Histiogenese dess. 275—280; Hüllen dess. 298. 374. 375. 403. 533. 534; Gefässe dess. 527; s. ferner Hirn, Rückenmark.
Chordaknopf 696. 697.
Chordascheide s. Wirbelsaite.
Cutis s. Unterhaut.
Dammuskeln 609. 610. 612.
Darmblatt 131. 247. 260—270. 552. 560. 561. 564. 565. 683. 766. 789. 797. 811. 813.
Darmdottergang s. Darmnabel.
Darmhöhle, Darmkanal 129. 218—221. 260—270. 494. XI, der Teleostier und Amnioten 777. 816—818; Histiogenese dess. 789. 790. 811. 815; s. ferner Kopf-, Vor-, Vorder-, Mittel-, Hinter-, After-, Schwanzdarm.
Darmnabel 779. 796. 808. 816.
Darmrinne 264.
Darmschlussfalten 777—779. 816.
Darmvenen 766. 767.
Darwinismus 890—897.
Deckschicht d. primären Keimschicht 124. 155.
Descendenztheorie 888—890.
Dornfortsätze, obere 421, untere 431.
Dotterbildungszellen 497. 498. 505.
Dotterdarmvenen 500. 538. 539. 747. 766. 781.
Dottergefässe 536. 538—541. 746. 766. 781.
Dotterpfropf 126. 132.
Dottersack 245. 808. 816.
Dottertheilung II, bei Fischen 106—108, bei Amnioten 108—110, bei niederen Thieren 850—854. 862; Theorie ders. 78 u. flg. 842.
Dottervenen s. Dotterdarmvenen.
Dotterzellen 64. 71. 103. 123. 249.
Dotterzellenmasse 144. 260. 264. 265. 789. 808. 811.
Ductus Botalli 754. 758. 784.
Ductus choledochus 805. 806.
— Cuvieri 765. 768. 786.
— cysticus 805. 806.
— hepaticus 798. 805. 806.
— venosus Arantii 787.
Dünndarm 810.
Duodenum 798.
Ei, Bildung dess. 10—31. 35—37. 555. 571. 832—834, holo- und meroblastische Eier 108. 143—145, Ei der Protozoen 845—851, der Metazoen 851—855, Bedeutung dess. 30—35. 75. 77. 842. 861.
Eierstock 10—18. 20. 22. 26. 27. 32. 831—834. 838—840.
Eingeweidenervensystem s. Nervus sympathicus.
Ektoderm 809. 864.
Embryonalzellen 64. 71. 103. 123. 126 u. flg. 241. 249. 492. 557.
Endocardium 747. 752. 776. 779. 780.
Endothel 521. 550.
Entoderm 809. 864.
Entwickelung, allgemeine 97—105. 139—145. 239—257. 260—262. 267. 494. 495. 503. 551—575. 593—597. 703. 723—725. 740. 742. 797. 813. 814. 842—845. 856—858. 862—887; Bedeutung ders. 574. 588. 603. 604. 843. 845.
— der ersten Organismen 899.
Episternum 472. 474. 618. 619.
Epithel 550. 560. 561. 564.
Extremitäten s. Gliedmassen.
Fettkörper 831.
Flügelbeinknorpel 655. 660. 661.
Flügelgaumenbogen 733. 736. 737.
Flügelgaumenplatte 640. 641. 650.
Formgesetz 249—252. 570. 573. 574. 586—591. 596—598. 602—604. 773. 782. 843. 844. 849—851. 862. 886.
Gallenblase 806.
Gallenkanäle 805.
Ganglienzellen s. Nervenzellen.
Ganglion Gasseri 623. 625. 635.
Gastrula 144. 145. 809. 858—861. 864—870.
Gastroduodenalbogen 799. 809. 810.

Gaumen, harter 659. 697. 701.
Gaumenbeinknorpel 655, s. Flügelgaumenbogen.
Gaumenbogen 655. 658. 659.
Gaumenleiste 568. 655. 658. 659. 701.
Gaumenspalte 655.
Gefässbogen, cerebraler 756. 783. 784.
— des Zungenbeinbogens 756. 757. 783. 784.
Gefässe s. Blut-, Lymphgefässe.
Gefässwand 504. 505. 512. 519. 543.
Gehörknöchelchen der Reptilien 737.
Gehörorgan 172. 328. 329. 366. 633, der Teleostier 188. 333.
Gekröse 799. 801. 803. 810. 826.
Gekrösefalte 213. 799. 824.
Geruchsorgan 172. 329—331, der Teleostier 188, der Cyklostomen 318. 319. 335, s. ferner Nasenhöhle.
Geruchsplatte 172. 329.
Geschlecht, Entstehung dess. 832.
Geschlechtsorgane I. 828. 831—834. 839. 840.
Gesichtsfortsatz, lateraler 635. 641. 643—648. 650. 691. 692, der Säuger 700. 701.
— medialer 644—648. 691, der Säuger 700. 701.
Gesichtstheil des Vorderkopfs 641—656. 658—660. 727—732.
Gewebe, Formwerth ders. 597—605.
Glaskörper 324. 328. 525. 549.
Gliedmassen 215. 231. 236. 468—474. 615—619.
Gräten der Teleostier 435.
Grenzfalte des Vorderdarms 220. 745.
Grundschicht der primären Keimschicht 124. 154.
Haftorgane 204. 642. 657.
Hals 797.
Halsdrüse 669. 678. 682.
Halsmuskeln 608. 611. 612.
Harnblase 811.
Harnkanälchen 829.
Hermaphroditismus 838—840.
Herz 501. 746—752. 776—783.
Herzkammer 751.
Herzraum 220. 224. 745—749, s. ferner Perikardialsack.
Herzthätigkeit 770—774.
Herzvene 769.
Hinterdarm 263. 810. 822.
Hinterhirn 282. 296.
Hinterkopf 216—225. 662—683. 705.
Hirn 166—172. 179. 280—319, kleines Hirn 296. 304. 313, gross. H. 293. 308. 313, H. d. Fische 305. 308, der Säuger 730; Histiogenese des H. 297. 298, Architektonik dess. 299—313, Einfluss dess. auf andere Theile 692. 695. 700. 703. 728. 730. 740. 742. 797. 884. 885.
Hirnanhang 288. 289. 317—319. 641. 696.
Hirnbalken 314.
Hirnbläschen, primitive 299. 300. 303. 306. 307. 684.
Hirnhäute 298. 507.
Hirnplatte 166 u. flg.
Histiogenese, allgemeine s. Entwickelung.
Hoden 831—834. 837—840.
Hohlvene s. Vena cava.
Homologie 610. 611. 706. 732. 795. 858—861.
Hornhaut 328. 525.
Hornlippen 651—653. 658.
Hyomandibulare 712. 733—736.
Hyposternum 472. 474. 618. 619.
Jacobsonsches Organ 654.
Individualität 575. 595—597. 604. 878. 889.
Intercellularsubstanz 548. 549.
Interkostalmuskeln 460. 608. 610—612.
Interorbitalwand 728. 729. 731.
Interstitialflüssigkeit 493—495. 500. 503. 773. 787.
Intervertebralwulst 383—386. 390. 394. 395. 407. 408. 411. 412. 414. 416.
Jochbogen, oberer 641. 660, unterer 659.
Jochfortsatz 640. 641. 660.
Kapillaren s. sekundäre Blutgefässe.
Kehlkopf 672. 680. 682. 793. 794.
Kehlsäcke 682. 793.
Keilbeinflügel 709. 710. 713—715.
Keim 108. 130. 132, der Wirbelthiere über-

haupt 143—145, der Amnioten 554—557, der Säuger 866.
Keimblase 145. 809. 863.
Keimblätter III, oberes K. 132. 140—142. 147—188. 551—553, mittleres K. 132. 142. 188—229. 683, mediane Lücke dess. 207. 693. 697. 698. 745, unteres K. s. Darmblatt.
Keimblättertheorie 133—142. 188—192. 229—257. 551—566. 858—861. 864—874.
Keimhöhle 122. 129. 130. 269. 493.
Keimschicht, primäre 123 u. flg., sekundäre 127.
Kern der Zellen 63. 64. 68—71. 99—103. 594. 600, der Protozoen 846. 850. 851, s. ferner Kernkeime, Dottertheilung.
Kernkeime 61 u. flg. 99. 853.
Kieferapparat 662. 686. 690-692. 703. 742. 790.
Kieferdrüse 654.
Kiefersuspensorium 637. 639. 660—662. 691. 732—738.
Kiefertheil des Vorderkopfs 226. 228. 641. 642. 690—692. 742.
Kiemen 567. 568, äussere K. 675—677. 681, der Fische 738. 741; innere K. 677—682. 738. 742. 790, der Cyklostomen und des Amphioxus 739. 743.
Kiemenapparat 669—672. 674—682, der Fische 738—744.
Kiemenbögen 224. 669—672. 674—683. 725—727.
Kiemendeckel 676. 687. 688, der Amnioten 696, der Fische 735. 738.
Kiemenknorpel 674. 679. 726. 741. 752. 790.
Kiemenmuskeln 670—672.
Kiemensack, äusserer 676. 677. 689.
Kloake 811.
Knochenbildung 379. 380. 385. 388. 395. 471. 518. 547.
Knorpelbildung 361. 367—371. 377. 436. 437. 517.
Kopf 203. 208. 216—229. 262. IX, d. Amphibien überhaupt 684—692. 703. 704, der Cyklostomen 692. 704. 705, der Teleostier 693—695. 703. 705, der Amnioten 695—703, des Amphioxus 739. 741—744, im allgemeinen 620—622, 683. 703—711. 739—744.
Kopfbeuge 169. 204. 625. 683. 684. 697. 731. 740.
Kopfdarm 221. 262. 690. 789. 790, der Teleostier 694, der Amnioten 698—704.
Kopfnerven, Bedeutung ders. 718—723. 739.
Kreislauf des Blutes 513—516. 753—757. 770—774.
Kreuzbein 618.
Larvenmetamorphose im allgemeinen 656. 657. 689.
Leben, Begriff, Entstehung, Ursachen dess. 33. 34. 574. 581—604. 842. 843.
Lebenskeime 51 u. flg. 82. 87. 92. 98.
Leber 746—750. 767—770. 792. 796—798. 800—806. 814. 815, der Teleostier 817, der Amnioten 818.
Lebergekröse 802. 803. 818.
Lebernetz 804. 805. 815.
Leberstiel, primitiver 798. 805. 806. 807.
Leibeshöhle 873.
Ligamentum hepato-gastro-duodenale s. kleines Netz.
— suspensorium hepatis 768. 769. 801.
Linse 327. 332—334.
Lippenknorpel 725. 727. 731. 739.
Lobi olfactorii 313. 314.
Lungen 744. 748. 749. 754. 793—796. 802. 815.
Lungendarm 792. 793.
Lymphgefässe 513—516. 524. 525. 546. 774. 775. 812.
Lymphherzen 762. 775.
Magen 798. 803.
Magenleberdarm 799. 809. 810.
Mastdarm 811.
Meckelscher Knorpel 736.
Medullarfurche 161 u. flg. 169.
Medullarplatte 158—163. 173.
Membrana reuniens superior 211. 373. 374. 491. 644, inferior 492.
Mesenterium 810.
Metameren s. Segmente.
Metamerenbildung (Segmentirung) 246. 723. —725. 739.

Milz 812. 813.
Mitteldarm 261. 263—267. 808—810.
Mittelhirn 282. 284—286.
Mittelplatte 819.
Mundbucht 227. 637. 642. 647. 648. 651. 691. 692.
Mundhöhle 221. 227. 228. 636. 651. 653. 666. 669. 691. 790.
Mundöffnung 651—653. 661. 687. 691, der Cyklostomen 662. 691, der Teleostier 694.
Muskeln, Histiogenese ders. 449—454. 462—464. 473. 528—530.
Musculi constrictores labiorum 650—653. 658. 687, der Säuger 701.
Musculus depressor mandibulae 640. 652. 661. 665. 680. 687.
— depressor ossis hyoidei 640. 653. 665. 680. 687.
— genio-glossus 669.
— genio-hyoideus 465—468. 609. 610. 612. 613. 638. 652. 661 682. 723.
— hyo-glossus 669. 682.
— ileo-lumbaris (M. quadratus lumborum) 473. 611. 612.
— ischio-coccygeus 467. 609. 610.
— levator ossis hyoidei 640. 653. 666. 680. 687.
— masseter 636. 638. 640. 653. 660.
— obliquus abdominis externus 474. 478. 606. 610—613.
— obliquus abdominis internus 476. 478. 610. 612. 613.
— omo-hyoideus 468. 474.
— pterygoideus 636. 638. 640. 653. 661. 687.
— quadratus lumborum s. M. ileo-lumbaris.
— rectus abdominis 467. 477. 478. 609—612.
— retrahens maxillae superioris 649. 653. 658.
— scapulo-mastoideus s. M. sterno-cleido-mastoideus 470. 471. 474. 478. 609. 610. 612.
— sterno-hyoideus 465—468. 609—611. 613. 723.
— subhyoideus 666. 667. 682. 687.
Musculus submaxillaris 667. 668. 682. 687.
— submentalis 637. 638. 652. 687.
— temporalis 633. 636. 638. 639. 648. 653. 658. 661. 687.
— transversus abdominis 475. 476. 610. 612. 613.
Nahrungsdotter 108. 143. 144. 778, der übrigen Wirbelthiere 788. 808. 809.
Nasenbeine 660.
Nasengrube, Nasenhöhle 330. 642. 646. 647. 654. 655. 658. 659.
Nasenknorpel 654. 688.
Nasenplatte, seitliche 330. 646.
Nasenscheidewand 649. 654. 688. 696. 728. 729. 731.
Nerven der Extremitäten 487—488.
Nervenfasern 482—485. 516. 530—532.
Nervenscheide 519.
Nervenzellen 480. 481.
Nervus abducens 628. 632.
— acusticus 664. 720—722.
— coccygeus 488.
— facialis 632. 633. 664. 665. 718. 721, der Fische 735.
— glosso-pharyngeus 670. 682. 718. 722.
— hypoglossus 486. 682. 722. 723.
— lateralis des Bauches 672. 673, des Rückens 457. 672. 673. 718. 719, des Vorderkopfs 628. 672. 719. 721.
— maxillaris inferior, superior 632. 633. 635—637. 718. 721.
— nasalis 627—629. 632. 641. 655. 718. 721.
— oculomotorius 628. 629.
— olfactorius 295. 331. 630. 719. 720.
— ophthalmicus s. Nervus nasalis.
— opticus 287. 323. 622. 719. 720.
— palatinus 632. 664. 665. 718. 721.
— sympathicus 489.
— trochlearis 628.
— vagus 460. 671—673. 682. 718. 722.
Netz, kleines 800. 801.
Netzbeutel 801. 818.
Netzhaut 298. 325—328.
Niere 761. 763. 828—831. 834—837, der Teleostier und Amnioten 836—837.

Oberhaut 158. 246.
Oberkiefer 652. 653. 658. 659.
Oberkieferfortsatz 643. 696. 697, der Amnioten 701. 702.
Oberkieferknorpel, -knochen 649. 658. 659. 688, der Teleostier 731.
Oberkieferwulst 227. 228. 642. 643. 645.
Occipitalgelenk 390. 391.
Ohr, Ohrbläschen s. Gehörorgan.
Operkularkieme 735. 741.
Orbitalflügelknorpel 633. 634. 711. 713. 715, s. ferner Keilbeinflügel.
Os intermaxillare, maxillare s. Zwischen-, Oberkieferknochen.
Palatinum 733, s. Gaumenbeinknorpel.
Pankreas 798. 799. 801. 806—808. 815.
Pankreasdarm 799. 809.
Pankreasgänge 798. 801. 805—807.
Parasphenoid 365. 728.
Parietalblatt 215, vgl. Perikardialsack, Urniere, Bauchfell u. s. w.
Paukenhöhle 678. 689. 743.
Pericardium 752.
Perikardialhöhle,-sack 746. 748—751. 776. 791. 792. 796 797. 816, der Teleostier 777. 778. 786. 817.
Perioden der Entwickelung 147.
Phylogenese 739—744. 782. 856—858. 861. 887 und flg.
Pigmentzellen des Bindegewebes 521—523.
Pleurahöhle 792. 795. 796. 802. 803.
Pleuroperitonealhöhle 746. 776. 792. 795. 816. 823.
Plexus brachialis 487. 619. 722.
— ischiadicus 487. 488. 619.
Praesphenoid 729. 730.
Primitivstreif s. Axenstreif.
Primordialkranium, häutiges 435. 685. 699. 717, knorpeliges 716—717. 743.
Promorphologie 887.
Protoplasmatheorie 591—593.
Pterygoid 660. 661, der Fische und Reptilien 733—738, s. ferner Flügelbeinknorpel, Flügelgaumenbogen.
Quadratbeinknorpel, Quadratum 639. 660. der Fische und Reptilien 733—738.
Querfortsätze der Wirbel 381. 397—399. 425—435.
Quergliederung s. Metamerenbildung.
Retroperitonealraum 491. 822.
Riechnerv s. Nervus olfactorius.
Riechnervenhügel 295. 313.
Rippen,-fortsätze der Wirbel 381. 397—399. 425—435. 618.
Rückenmark 158—164. 246. 275—280, Zusammenhang dess. mit der Darmhöhle 174. 176.
Rückenmarkshäute s. Centralnervensystem.
Rückenmuskeln s. Stammuskeln.
Rückenrinne 159. 167. 173.
Rückenwulst 161. 167. 170. 177.
Rudimentäre Organe 567.
Rusconische Oeffnung 125. 132. 174.
Sattelgrube 292. 360. 728. 729.
Schädel 367. 371. 372. 630—634. 707—719, der Neunaugen 704. 709. 711. 727. 730, der Selachier 707. 709. 715. 729, der Teleostier 709. 712. 727—729, der Reptilien 709. 713. 727—729, der Vögel 715. 728. 729, der Säuger 709. 710. 715. 729. 730.
Schädelbalken, mittlerer (Rathke) 624. 700. 708. 756, seitliche 707. 708. 727.
Schädelbasis, hintere 360. 362—366. 629. 728, vordere 365. 367. 629. 630. 727.
Schädeldach 633. 634. 644. 711. 713.
Schädelwirbeltheorie 235. 435. 684. 685. 707. 716—718. 739.
Schilddrüse 666. 667.
Schläfenflügelknorpel 632. 711. 712. 714. 715. 736. 737.
Schlundfalten 222—225. 247. 262. 669. 677. 678, der Teleostier 694. 734, im allgemeinen 723—725.
Schlundhöhle 221. 653. 680.
Schlundmuskeln 682.
Schultergürtel, Muskeln und Skelet dess. 470—473. 478. 616—619.
Schwanz 174. 175. 210. 231. 458. 490. 492. 526. 542. 616.

Schwanzdarm 210. 231. 263. 514. 761. 774.
Schwanzflosse 810.
Schwanzmuskeln 608. 610—612.
Schwimmblase 817.
Sclerotica 328. 366. 654.
Segmentblatt, inneres 212. 373. 491. 534. 536. 539.
Segmente 202. 244. 256. 566. 740, des Kopfes 203—208. 216—229. 232. 235—238. 262. IX, der Teleostier 694, der Amnioten 699; des Rumpfes und Schwanzes 209—215. 230. 231. 234. 236. VIII.
Segmentirung s. Metamerenbildung.
Segmentkern 212. 534.
Segmentplatten 199 u. flg.
Segmentschichten 212. 215. 461. 610, äussere 468—475. 534. 536.
Sehnenbildung 454. 525.
Sehnerv s. Nervus opticus.
Seitennerv s. Nervus lateralis.
Seitenorgane 331. 605. 672. 673.
Seitenplatte 199. 256. 789, des Kopfes 221—226. 232. 236. 674. 743. 745. 789, des Rumpfes und Schwanzes 210—215. 230. 231. 791.
Seitenrumpfmuskel 607. 610—612.
Selektionstheorie 890—892.
Sinnesblatt s. oberes Keimblatt.
Sinnesorgane 179. 333—335. 563. 565.
Sinnesplatte 166. 168. 172, der Teleostier 180. 187.
Sinus venosus s. Venensack.
Situs viscerum 750. 799. 885.
Skeletbildende Schicht 403. 415. 417. 428. 429. 707.
Speiseröhre 793. 803.
Spinalganglien 373. 374. 479—482. 532—535.
Spinalnerven 392. 466. 479—489. 532—535. 619.
Spritzloch der Selachier 735.
Spritzlochkieme 740. 741.
Stammplatte des Gesichts 649. 688. 730. 731.
Stammskelet s. Wirbel.
Stammuskeln 381. 407. 428. 449. 455—460. 477. 610. 613—615. 663. 664, der Fische 605—608. 610. 611, der Amnioten 608—610.
Stammvene s. Vena cardinalis.
Steissbein 391—393. 726.
Sternzellen 496. 510. 516. 526. 546.
Stimmritze 793.
Stirnfortsatz 642—644. 685. 696. 702.
Symplecticum 733—735.
Teleologie 407. 575—580.
Trigeminus 718—721, s. ferner die einzelnen Vorderkopfnerven.
Tuba Eustachii 678.
Typisch, sekundär-typ. Theile 405. 427. 491. 568. 741. 783.
Typus, Begriff dess. 252—255, 423, T. der Protozoen 584. 587. 588. 851, der Metazoen 877. und flg.
Umhüllungshaut 140—142.
Unterhaut 522—524. 546.
Unterkiefer 637. 638. 651—653. 660—662.
Unterkieferbogen 227. 228. 635—641. 660—662. 666. 690—692. 725—727, der Fische 694. 734—736. 739, der Säuger 701.
Urniere 760. 763. 819—828. 834—837, der Teleostier 825—827, der Amnioten 836. 837; Gefässknäuel der U. 823. 828. 835.
Urnierengang 821—823. 829—831. 834—837. 839.
Urogenitalfalte 824. 826. 828. 835. 836.
Urwirbel s. Segmente.
Vena abdominalis 765. 766. 768. 769.
— anonyma s. V. cava anterior.
— azygos 786.
— cardinalis 760—765. 774. 785. 822.
— caudalis 761. 762. 764. 774. 785.
— cava anterior 765, posterior 762—764. 769. 770. 785. 786. 802. 803. 818.
— epigastrica 766.
— hemiazygos 786.
— iliaca 761. 785.
— Jacobsonii 764. 786.
— jugularis communis, externa, interna 759. 760. 765.
— portae 768. 769.
— pulmonalis 769.

Vena subclavia 765.
— umbilicalis 766. 786.
Venae hepaticae 768. 770.
— omphalo-mesentericae 766. 779.
— renales 763. 764. 785. 786.
vertebrales 758. 759. 762—764.
Venensack 748—751. 765. 766. 769.
Vererbung 892 und flg.
Visceralblatt 215. 538, vgl. Herz, Harn- und Geschlechtsorgane, Zwerchfell u. s. w.
Visceralbögen 684—686. 690. 697. 702. 723—727. 741.
Vomer 660.
Vordarm 221. 262. 748—750. 791—808. 815. 816.
Vorderdam 219. 261.
Vorderhirn 282. 286—296. 698.
Vorderkopf 225—229. 620—662, der Wirbelthiere überhaupt 703—705.
Vorhof des Herzens 751.
Wanderzellen 526. 527. 561.
Wirbelbildung im allgemeinen: der Amphibien 403—415. 429, der Knochenfische 415—417, der Selachier und Cyklostomen 420—423, der Amnioten 417—420, der Wirbelthiere überhaupt 423—425. 427. 723, epichordale W. 388. 413, perichordale W. 393—397. 413. 414.
Wirbelbögen des Kopfes 360. 390. 391. 435. 436. 624. 629—634. 648. 649. 707—719, untere 725. 739; W. des Rumpfes 374—382. 390. 406. 409. 415—425, untere 397. 425.
Wirbelkörper 383—397. 406. 409. 413. 415—423. 723, Bänder und Gelenke derselben 387. 390. 412.
Wirbelsaite 156. 198. 201. 205. 216. 234. 349—357. 372. 373. 386—391. 395. 456, Kopftheil d. W. 359. 362—365. 436, innere Scheide der W. 353, äussere 357. 373. 377. 394. 403. 408. 412. 518; W. der Teleostier 415. 693. der Amnioten 417. Bedeutung d. W. 399—402. 408.
Wirbeltheilung 418.
Zähne 790.
Zelle, Bildung im Eie 71—75. 103—105, Bedeutung ders. 76. 592. 598—602.
Zellenkern s. Kern.
Zellentheorie s. Zelle.
Zirbel 283. 284. 304. 315. 316.
Zunge 331. 332. 335. 668. 669. 682. 790.
Zungenbein 639. 667. 674. 675. 681. 688. 794, der Fische 734. 735, der Reptilien 737.
Zungenbeinbogen 224. 664—669. 725—727, der Fische 735. 736. 740.
Zwerchfell 765. 796. 803.
Zwerchfellmuskeln 610. 612.
Zwischenhirn 294. 308. 309.
Zwischenkiefer 649. 658. 659. 688, der Teleostier 731.
Zwischenwirbelbänder 380. 387. 390. 458. 711.

Druckfehlerverzeichniss.

Seite 136 Zeile 14 von unten lies bezeichnet statt bezeichet.
„ 158 „ 9 „ „ „ Rückenmark statt Rückemark.
„ 183 „ 18 „ „ „ symmetrisch statt ymmetrisch.
„ 211 „ 15 „ „ „ Homologon statt Analogon.
„ 227 „ 1 „ „ „ des lateralen Segments statt der lateralen Segmente.
„ 235 „ 4 „ „ „ stützte statt stütze.
„ 245 „ 1 „ „ „ von statt vo.
„ 254 „ 1 „ oben „ jener statt jenen.
„ 254 „ 9 „ unten „ Individuums statt Individiums.
„ 263 „ 14 „ oben „ Endstücke statt Entstücke.
„ 263 „ 1 „ unten „ dachförmig statt dachrfömig.
„ 279 „ 8 „ „ „ sie statt die.
„ 292 „ 11 „ oben „ Basaltheil statt Besaltheil.
„ 378 „ 13 „ unten „ neun statt neue.
„ 422 „ 12 „ oben „ der statt des.
„ 434 lies durchweg Selachier statt Salachier.
„ 468 Zeile 15 von oben lies N. hypoglossus statt M. hypoglossus.
„ 475 „ 8 „ „ „ entsteht statt steht.
„ 500 „ 10 „ „ „ Dottervenen statt Dotternerven.
„ 506 „ 17 „ „ „ der statt den.
„ 507 „ 3 „ „ „ Oberfläche statt Oberhaut.
„ 511 „ 7 „ „ „ förmig statt örmig.
„ 517 „ 13 „ unten „ Zellenkonglomerat statt Zellenkonglomorat.
„ 540 „ 2 „ „ „ Gefässe statt Gelässe.
„ 559 „ 11 „ „ „ Zusammenhange statt Zasammenhange.
„ 564 „ 6 „ oben „ Hirnplatte statt Stirnplatte.
„ 569 „ 10 „ „ „ Wirbelanlage statt Wirbeanlage.
„ 592 „ 17 „ unten „ ausgefällt statt ausgefüllt.
„ 603 „ 5 „ oben „ vollständige statt vollsändige.
„ 612 „ 5 „ unten „ Schneider statt Schneieer
„ 632 „ 16 „ „ „ Wand der statt Wand oder.
„ 687 „ 3 „ „ „ M. levator statt M. lavator.
„ 689 „ 11 „ „ „ uns statt nur.
„ 704 „ 10 „ „ „ Anurenlarven statt Auurenlarven.
„ 706 „ 5 „ „ „ Selachier statt Salachier.
„ 730 „ 14 „ „ „ ihnen statt ihr.
„ 752 „ 20 „ „ „ Kiemengerüste statt Kiemgerüste.
„ 752 „ 7 „ „ „ Darmblattdecke statt Darmblattdeke.
„ 785 und 787 Seitentitel lies X. Das Herz und das Gefässsystem statt 4. die Lymphgefässstämme.
„ 816 Zeile 13 von unten lies sich zusammenzieht statt zusammenzieht.
„ 853 „ 3 „ „ „ begriffenen statt begriffene.

Berichtigung zur Anmerkung auf Seite 724.

Die vermisste bildliche Darstellung ist, wie ich nachträglich bemerke, in der Fig. 199 kenntlich angedeutet.

LEIPZIG,

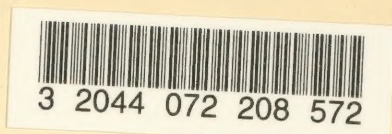
DRUCK VON GIESECKE & DEVRIENT.











Date Due

DEC 1 8 1953

